N° d'enregistrement
au C.N.R.S.

A.O. 7345

Articles

recouvrant en tout

la THESE présentée

Pour l'obtention

du grade de **DOCTEUR ES SCIENCES**
Naturelles

A L'UNIVERSITE DE PARIS VI

par **M. THOTA SRIHARI**

Sujet de la thèse: Croissance, évolution musculaire et actions hormonales au terme du développement post-embryonnaire de PIERIS BRASSICAE L. (LEPIDOPTERE : PIERIDAE)

soutenue le: 15.12.72

devant la Commission d'examen composée de:

M. B. POSSOMPES Président

Mme. J. RACCAUD

M. J. AUBER examinateurs

N° d'enregistrement
au C.N.R.S.

A.O. 7345

Articles

recouvrant en tout

la THESE présentée

Pour l'obtention

du grade de **DOCTEUR ES SCIENCES**
Naturelles

A L'UNIVERSITE DE PARIS VI

par **M. THOTA SRIHARI**

Sujet de la thèse: Croissance, évolution musculaire et actions hormonales au terme du développement post-embryonnaire de PIERIS BRASSICAE L., (LEPIDOPTERE: PIERIDAE)

soutenue le: 15.12.72

devant la Commission d'examen composée de:

M. B. POSSOMPES Président

Mme. J. RACCAUD

M. J. AUBER examinateurs

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

J'exprime ma sincère reconnaissance et ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur POSSOMPES, Directeur du Laboratoire de physiologie des Insectes qui m'a accueilli dans son Laboratoire, et bien voulu patronner mes recherches. Il m'a fait très grand honneur d'accepter la présidence de ce jury.

Mme. RACCAUD, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris, a bien voulu faire partie de ce jury. Je l'en remercie très sincèrement.

Je remercie Monsieur AUBER, Professeur à la Faculté des Sciences de Paris pour m'avoir si obligeamment ouvert les portes de son Laboratoire me permettant d'effectuer des recherches sur l'ultrastructure des muscles d'Insectes dans des conditions très favorables. Il m'a fait le très grand plaisir d'accepter de faire partie de ce jury.

Je remercie Mme. KARLINSKY, Maître-Assistant à la Faculté des Sciences de Paris, de l'intérêt qu'elle a manifesté pour ce travail et de l'aide et des nombreuses suggestions qu'elle m'a apportées en toutes circonstances.

Je voudrais assurer de ma sincère reconnaissance Mme. AUBER, Maître-Assistant à la Faculté des Sciences de Paris, pour les encouragements, l'aide et la collaboration dans le travail de microscopie electronique qu'elle m'a accordés.

Je tiens à exprimer mes plus vifs remerciements à Messieurs les Professeurs JOLY, KRISHNAKUMARAN et NOVAK pour les nombreuses suggestions qu'ils m'ont apportées.

J'exprime mes remerciements à M. CAUSSANEL, M. CHOVET, Mme. MAUGE et Mme. MONTMORY pour leurs encouragements et l'assistance qu'ils m'ont accordés pour l'achèvement de ce travail.

Je remercie le personnel du Laboratoire de Lutte Biologique et de Biocoenotique de la Minière (INRA) qui m'a aimablement fourni le matériel nécessaire à mes élevages.

Je voudrais assurer de ma gratitude le Gouvernement français pour m'avoir accordé une bourse pour effectuer mes recherches et le personnel du C.R.O.U.S., plus specialement Mme. LAMBARD, Melle. MENU qui ont beaucoup facilité les formalités de mon séjour.

Je tiens à remercier tous ceux qui m'ont encouragé et aidé dans la réalisation de ce travail.

S O M M A I R E

I . Résumé de la thèse.

II. Liste des publications insérées dans le présent mémoire .

1. Etude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de Pieris brassicae L. (Lép. Pieridae). Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 6 (4), 1970, pp. 1003 - 1014.

2. La croissance cellulaire de quelques tissus en relation avec la consommation alimentaire et la croissance pondérale et linéaire chez Pieris brassicae L. (Sous presse).

3. Observations sur le poids et la taille au cours de la croissance et de la métamorphose chez Pieris brassicae L. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 8 (2), 1972, pp. 359 - 376.

4. La glande prothoracique au cours du développement post-embryonnaire chez Pieris brassicae L. (Lép. Pieridae). (Sous presse).

5. Anatomie des systèmes musculaire et nerveux et leur évolution au cours du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae L. (Lép. Pieridae). Bull. Soc. Zool. Fr. 97 (2), pp. 133 - 147.

6. Effects of insect hormones on the growth and degeneration of muscles in Pieris brassicae L. (Lepidoptera, Pieridae). (Sous presse).

7. Evolution ultrastructurale de fibres musculaires intersegmentaires chez Pieris brassicae L. pendant le dernier stade larvaire et la nymphose. (Sous presse).

III. Article de synthèse.

IV. Bibliographie sur Pieris brassicae L.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548020_0025

Jury proposé:

M. B.POSSOMPÈS

Mme. J. RACCAUD

M.J. AUBER

RESUME DE LA THESE DE DOCTEUR ÈS SCIENCE NATURELLES

présentée par M. THOTA SRIHARI sous la direction de Monsieur le Professeur POSSOMPÈS.

" Croissance, évolution musculaire et actions hormonales au terme du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae L.(Lepidoptera : Pieridae)".

Le développement post-embryonnaire de Pieris brassicae L.comporte cinq stades larvaires, un stade nymphal et un stade adulte. Consommation de nourriture et croissance se situent uniquement à l'état larvaire. Nous avons d'abord étudié la consommation de nourriture et la croissance cellulaire au cours des 3 derniers stades larvaires, ensuite la croissance pondérale et linéaire, la croissance de la glande prothoracique et l'évolution du système musculaire au cours du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae L.

I. CONSOMMATION DE NOURRITURE ET CROISSANCE CELLULAIRE AU COURS DES TROIS DERNIERS STADES LARVAIRES:

La quantité de nourriture consommée varie d'un stade larvaire à l'autre et également à l'intérieur d'un même stade; pour atteindre le stade nymphal, la larve de Pieris brassicae consomme plus de huit fois son poids frais.

Les observations faites au cours des trois derniers stades larvaires nous ont indiqué que l'index de consommation $I.C. = \frac{P.N.C.}{p.C. \times P.M.A.}$ (P.N.C.= Poids frais ou sec de nourriture consommée; p.C.= Période de consommation; P.M.A.= Poids moyen (frais ou sec) de l'animal pendant la période de consommation), le coefficient d'utilisation digestive approximatif $C.U.D.A. = \frac{P.N.I. - P.F.}{P.N.I.} \times 100$ (P.N.I.= Poids de nourriture ingérée; P.F.= Poids de féces), décroissent tandis que l'efficacité de transformation de la nourriture ingérée $E.T.I. = \frac{G.P.}{P.N.I.} \times 100$ (G.P.=Gain de poids), et l'efficacité d'assimilation de la nourriture digérée transformée

en matière corporelle E.A.D $= \frac{G.P.}{P.NI. - P,F.} \times 100$, augmentent du 3e au 5e stade larvaire. La croissance relative $C.R. = \frac{G.P.A.}{D.C. \times P.M.A.}$ (G.P.A.= Gain de poids (frais ou sec) d'un animal pendant la période de consommation; D.C.= Durée de la consommation (en jours), montre une légère augmentation au 4e stade et diminue ensuite au 5e stade larvaire.

La surface interne de l'intestin moyen augmente d'un stade à l'autre, mais elle prend son importance maximum au cours du 5e et dernier stade. Ces variations de l'intestin moyen montrent un très fort coefficient de corrélation avec celles de la quantité de nourriture consommée (r=0,90), mais pas avec celles de l'indice d'utilisation (r=0,41; E.A.D.). D'ailleurs il y a une faible corrélation entre le poids de la nourriture consommée et le poids de l'animal (r=0,45).

Au cours du dernier jour du dernier stade larvaire les animaux cessent de manger et se préparent à la mue nymphale. Cette préparation est dûe à la diminution du taux de l'hormone juvénile et à l'augmentation du taux d'écdysone. L'application locale d'un µl d'un analogue de l'hormone juvénile (0,01 %) juste au début du 5e stade larvaire prolonge la durée de ce stade. Ces larves pourvues d'hormone juvénile continuent à s'alimenter deux jours de plus que des larves normales.

Durant les trois derniers stades larvaires les observations relatives à la croissance cellulaire de certains tissus nous ont indiqué que la taille des oenocytes, des cellules du corps gras et des cellules épidermiques augmente d'un stade à l'autre. Le coefficient de corrélation entre la taille des oenocytes,des cellules du corps gras et, d'autre part le poids frais, la longueur de l'animal, la longueur et la largeur du 1er segment abdominal, la taille de la glande prothoracique est plus significatif que celui des cellules épidermiques avec ces mêmes variables. On constate également qu'au cours des trois derniers stades larvaires c'est la taille des oenocytes qui est le plus étroitement lié aux variations de la taille de la glande prothoracique.

II. CROISSANCE PONDERALE ET LINEAIRE:

Le poids initial des stades successifs de Pieris brassicae n'augmente pas en progression géométrique mais, le poids des larves en fonction du temps donne une courbe en "S" comme cela a été mentionné par FEWKES (1960) pour les Nabides. L'équation exponentielle $g = g_o e^{kt}$ (BERTALANFY, 1942; GERE, 1956) qui exprime les changements de poids chez les insectes s'applique approximativement jusqu'au 4e stade larvaire.

Pour le 5e stade larvaire, cette formule ne convient pas à partir du 3e jour, moment où le poids frais de l'animal commence à baisser. Cette baisse correspond au début de la métamorphose et elle se maintient à peu près constamment durant le stade nymphal. Par ailleurs, chez les adultes, le poids frais est réduit à peu près au tiers du poids maximum atteint chez les larves et à la moitié du poids de la chrysalide juste avant l'éclosion.

Au cours des stades larvaires, la longueur de l'animal varie de même façon que son poids frais sauf durant la nymphose où elle demeure constante; la longueur de l'adulte est légèrement plus faible que celle de la chrysalide.

Au cours de la période larvaire, le poids et la longueur de l'animal évoluent parallèlement; il existe un coefficient de corrélation très significatif entre ces deux variables. Les valeurs de " r " sont respectivement 0,98 pour le premier stade larvaire, 0,87 pour le 2 ème, 1,00 pour le 3 ème, 0,99 pour le 4 ème et 0,82 pour le 5 ème. Ces deux variables sont également affectées quand les animaux sont traités avec un analogue de l'hormone juvénile.

III. LA CROISSANCE DE LA GLANDE PROTHORACIQUE:

La croissance de la glande prothoracique progresse d'un stade à l'autre et prend son importance maximum durant le 5e et dernier stade larvaire. La glande, après avoir atteint son maximum au cours du 4e jour de ce stade, regresse brutalement juste avant la mue nymphale. Durant la nymphose il y a une diminution globale de la taille des glandes, diminution entrecoupée de faibles remontées temporaires. Enfin, chez l'adulte, la glande décroit rapidement au cours des deux premiers jours de la vie imaginale et disparait vers le 3e jour.

L'analogie constatée entre la courbe des variations de la taille de la glande prothoracique de Pieris brassicae et la courbe des variations du taux d'ecdysone chez Calliphora erythrocephala établie par SHAAYA et KARLSON (1965), confirme l'idée que les glandes prothoraciques sont, sinon la source même de l'ecdysone, au moins étroitement liées à sa production chez des Lépidoptères.

On constate également au cours des trois derniers stades larvaires, l'existence d'un coefficient de corrélation significatif entre la taille de la glande prothoracique et le poids frais de l'animal d'une part (3e= 0,66; 4e= 0,66; 5e= 0,91), entre la taille de la glande et la longueur de l'animal d'autre part (3e= 0,66; 4e= 0,76; 5e= 0,79).

L'application d'un analogue de l'hormone juvénile au début du 5e stade larvaire maintient non seulement les glandes prothoraciques mais aussi stimule leur croissance. Il est possible que cet analogue exerce un effet direct sur la glande prothoracique; il peut également affecter un système endocrinien prothoracotrope; enfin, il n'est pas impossible que la prolongation de croissance des glandes prothoraciques observée chez Pieris brassicae après traitement, soit en effet direct résultant du maintien des conditions de vie larvaire, notamment de l'alimentation.

IV. EVOLUTION DU SYSTEME MUSCULAIRE:

Les expériences de ligature que nous avons effectuées sur les chenilles confirment que la modification du milieu hormonal qui se produit à la fin de la vie larvaire déclenche les modifications structurales des muscles. D'ailleurs, une incision de la chaîne ventrale entre le 1er et le 2e ganglion abdominal n'a pas d'influence sur l'évolution des muscles. L'injection d'un µg de β-ecdysone dans chacune des chenilles, ligaturée juste en arrière du thorax, déclenche les phénomènes de dégénérescence des muscles; cependant les muscles qui persistent normalement ne sont pas affectés. Les expériences faites sur des adultes nous ont indiqué que la dégénérescence des muscles persistants après l'éclosion de l'adulte s'effectue même sans la présence des glandes endocrines de l'imago; d'autre part une application d'un analogue de l'hormone juvénile sur des adultes juste après leur éclosion n'a pas d'effets sur l'évolution de ces muscles.

Il a été également constaté, par l'application du même analogue de l'hormone juvénile sur divers stades de Pieris brassicae, que l'hormone juvénile prolonge la croissance et retarde la dégénérescence des muscles. Il est de même possible de maintenir certains muscles pendant une durée de 16 jours par une application répétée du même analogue de l'hormone juvénile.

Les modifications ultrastructurales qui surviennent dans les muscles segmentaires du 1er segment abdominal de Pieris brassicae, au cours du dernier stade larvaire et de la nymphose, sont décrites. 3 phases sont considérées:

1. La phase de croissance, caractérisée par l'allongement des myofibrilles qui se fait, d'une part par augmentation du nombre des sarcomères et, d'autre part, par l'allongement des myofilaments.
2. La phase de décroissance qui va jusqu'à la nymphose et se caractérise

par la diminution de longueur des myofilaments et une supercontraction finale des sarcomères.

3. La phase de dégénérescence, au début de la nymphose, caractérisée par la fonte du matériel fibrillaire. Les gros myofilaments disparaissent les premiers et les structures Z en dernier, la fibre se remplit de microtubules orientés comme l'était le matériel fibrillaire. Simultanément, on observe un gonflement du système transverse qui se vacuolise. Le produit remplissant ces vacuoles proviendrait très vraisemblablement de l'élimination hors de la cellule musculaire du matériel fibrillaire dégradé.

L'application d'un analogue de l'hormone juvénile déclenche un gigantisme des muscles larvaires, l'allongement des myofibrilles au delà des limites normales semblant correspondre uniquement à une augmentation du nombre des sarcomères.

Ann. Soc. ent. Fr. (N. S.), 6 (4), 1970, 1003 à 1014

ÉTUDE QUANTITATIVE DE LA CONSOMMATION ET DE L'UTILISATION DE LA NOURRITURE AU COURS DE LA CROISSANCE LARVAIRE DE *PIERIS BRASSICAE* [*LEP. PIERIDAE*]

PAR

THOTA SRIHARI

Nous connaissons de nombreux aspects qualitatifs de la nutrition des Insectes. Ils ont attiré l'attention d'un grand nombre de physiologistes. Cependant, il y a peu de travaux quantitatifs sur la consommation et l'utilisation de l'aliment par ces animaux. WALDBAUER (1964) regrette cette lacune assez remarquable dans nos connaissances, d'autant plus que ces études sont importantes pour la physiologie de la nutrition, l'écologie des Insectes et également en Entomologie appliquée. Cette absence d'information dans ces domaines est due pour une part aux techniques souvent ardues et fastidieuses à mettre en œuvre.

La seule étude détaillée sur l'ingestion, la digestion et l'efficacité de l'assimilation de régimes alimentaires est due à WALDBAUER (1964) qui a exposé l'état de nos connaissances concernant la consommation et l'utilisation de la nourriture par des Insectes (1968). La plupart des études anciennes sur le sujet, mis à part le cas de *Bombyx mori*, ont été analysées dans la mise au point de LAFON (1951). Les travaux sur *Bombyx mori* furent résumés par LEGAY (1957, 1958) et par YOKOYAMA (1963).

EVANS (1939 b) a considéré la consommation comparée des larves de *Phalera bucephala*, *Aglais urticae*, *Smerinthus populi*, *Malacosoma neustria* et *Pieris brassicae*. En ce qui concerne *P. brassicae*, il a étudié la consommation et l'utilisation au cours d'une partie du dernier stade larvaire, offrant aux chenilles deux sortes de feuilles de choux provenant de deux types de plantes : les unes cultivées à l'ombre, les autres en plein soleil. Il trouve des différences intéressantes entre des larves qui ont mangé des feuilles provenant de choux poussés à l'ombre et celles qui ont consommé des feuilles venues en plein soleil. Il n'a pu étudier certains coefficients d'utilisation de la nourriture en raison du petit nombre de chenilles dont il disposait. DAVID & GARDINER (1962) sur le même sujet, étudient tous les stades larvaires nourris de feuilles provenant de plantes cultivées en plein soleil. Ils offrent des disques de feuilles coupées à l'emporte-pièce (de diamètre de 1,9 cm pour les jeunes larves et de 5 cm pour les larves âgées). Les grosses nervures de

la feuille de chou étaient évitées. Ces auteurs ne pouvaient repeser ce qui restait des disques de feuilles après la prise de nourriture des larves à cause de la perte de poids due à l'évaporation. Ils coupaient des disques de papier filtre de même taille et de même forme que des disques de feuilles restantes et ils les pesaient pour déterminer la prise de nourriture. Malheureusement ils ne donnent aucune précision sur les détails des opérations et ne publient que leurs résultats.

Nous avons utilisé des feuilles provenant de plantes cultivées en plein soleil, mais nous n'avons pas employé la méthode du papier filtre pour l'estimation de la consommation de la nourriture.

La consommation et l'utilisation de la nourriture varient quantitativement d'un stade à l'autre, au cours d'un même stade et également selon le type de nourriture (WALDBAUER, 1968). Nous avons étudié ce caractère sur trois stades larvaires de *P. brassicae* (L.) en offrant toujours le même type de nourriture (choux-cavalier) à tous les stades et en relevant journellement les valeurs de la consommation et de l'utilisation. Nous avons aussi observé le poids et le nombre des boulettes fécales en relation avec la consommation. Nous avons tenté de vérifier leur valeur comme élément d'estimation de la consommation.

Matériel et méthodes

Les chenilles venant d'achever leur mue sont transférées dans des boites en matière plastique transparente, soigneusement lavées et stérilisées avec de l'alcool à 100°. Du papier filtre placé au fond des boites facilite le transfert des larves, de la nourriture restante et aussi des déjections. Les boites sont mises dans une étuve où l'on maintient une température de 23 °C $\pm$ 2 °C, une humidité relative de 75 $\pm$ 15 pour cent et une photopériode de 16 heures par jour. Les variations de température et d'humidité relative sont dues à la photopériode. Chaque jour, des feuilles fraîches de choux bien lavées, essuyées et pesées sont mises dans chaque boîte avec 10 chenilles. Les fèces sont recueillies de temps en temps, rassemblées, séchées dans une étuve à 45 °C pendant 4 jours, puis pesées, et comptées. Leur teneur en eau est alors nulle. Les boulettes sont transportées avec soin afin d'éviter leur désagrégation.

La consommation de nourriture est calculée d'après la formule suivante :

$$\text{Consommation} = \begin{matrix}\text{Poids de feuilles}\\ \text{données}\\ \text{aux Insectes}\end{matrix} - \left(\begin{matrix}\text{Poids de feuilles}\\ \text{non}\\ \text{consommées}\end{matrix} + \begin{matrix}\text{Estimation}\\ \text{de la perte d'eau}\\ \text{de ces dernières feuilles}\end{matrix} \right)$$

Cette formule ne tient pas compte de l'eau perdue par la nourriture déjà consommée. Le calcul de perte en eau des feuilles s'effectue en pesant des feuilles témoins à 24 heures d'intervalle. Les feuilles fraîches ont également été pesées et séchées après 4 jours passés à l'étuve à 45 °C. Nous avons ainsi déterminé la valeur du poids sec. Avec ces données nous avons pu calculer le poids sec de nourriture ingérée.

Nos expériences exigeaient des animaux à des stades bien déterminés. A cet effet, nous marquions les larves, à l'aide d'un cheveu à l'encre blanche (Pelikan), au niveau d'un segment abdominal. Après la mue, la marque d'encre ayant disparu avec l'exuvie, l'animal était marqué à nouveau. Le même procédé était utilisé aux stades suivants. Nous avons toujours observé chez *P. brassicae* 5 stades et 4 mues larvaires. Nous n'avons pas distingué la période prépupale comme un stade défini. En fait, après quelques essais sur les différents stades larvaires, nous avons constaté qu'il n'était pas nécessaire de marquer les larves pour les distinguer.

Pour l'interprétation de nos résultats, nous avons utilisé les formules de Waldbauer (1968) et d'autres auteurs. L'indice de consommation (I.C.) employé par Waldbauer (1962), après discussion des insuffisances de l'indice de consommation proposé par Lafon (1951), Legay (1957) et Smith (1959), est celui qui avait déjà été proposé par Hopkins (1912).

L'indice de consommation, quantité de nourriture prise par rapport au poids moyen de l'animal pendant la période de consommation, est calculé selon la formule suivante :

$$\text{I.C.} = \frac{\text{Poids frais ou sec de nourriture consommée}}{\text{Période de consommation (en jours)} \times \text{Poids moyen (frais ou sec) de l'animal pendant la période de consommation}}$$

Le poids moyen du stade larvaire pendant la période de consommation était calculé sur 30 chenilles divisées en trois groupes égaux, maintenus dans des conditions similaires. L'intestin était disséqué dans une solution de Ringer, vidé et les chenilles étaient ensuite pesées, séchées à l'étuve à 45 °C pendant 4 jours et repesées pour déterminer le poids sec. Ainsi nous pouvions calculer le poids sec moyen pour chaque stade. Le même procédé fut suivi pendant toutes nos expériences. Nous n'avons observé ni mortalité, ni cannibalisme, ni noté de différence appréciable entre les individus d'un groupe.

L'utilisation des poids secs interdit la détermination des poids moyens sur le même individu, mais elle offre des avantages pour des études comparatives (Carne, 1966).

La croissance relative (C. R.) est calculée par la formule suivante :

$$\text{C.R.} = \frac{\text{Gain de poids (frais ou sec) d'un animal pendant la période de consommation}}{\text{Durée de la consommation (en jours)} \times \text{Poids moyen (frais ou sec) pendant la période de consommation}}$$

Les 5e et derniers stades larvaires créent quelques problèmes car le poids moyen des larves, après atteinte d'un maximum, commence à baisser; des larves vident leur intestin et réduisent leur teneur en eau (Gere, G., 1956). Le poids final du 5e stade larvaire n'est pas le poids maximum de ce stade, si l'on considère le poids frais, mais il est maximum si l'on considère le poids sec.

Digestion et efficacité de l'assimilation : l'efficacité de la transformation de la nourriture ingérée en matière corporelle (E.T.I.) est calculée selon la formule suivante :

$$\text{E.T.I.} = \frac{\text{Gain de poids}}{\text{poids de la nourriture ingérée}} \times 100$$

C'est une mesure de la capacité d'utilisation de la nourriture ingérée par la croissance de l'Insecte. La même formule était utilisée par Evans D. E. (1962) pour exprimer le taux d'assimilation de *Phonoctonus nigrofasciatus* Stål. (Hémiptère, *Reduviidae*).

Le coefficient d'utilisation digestive est calculé selon les formule suivante (House, 1965; Lafon, 1951; Trager, 1953; Waldbauer, 1964):

$$\text{C.U.D.A.} = \frac{\text{Poids de nourriture ingérée} - \text{Poids de fèces}}{\text{Poids de nourriture ingérée}} \times 100$$

Waldbauer (1968) adopte cette formule, mais il en discute les insuffisances et au nom de coefficient d'utilisation digestive admis par les précédents auteurs, il substitue l'appellation « Coefficient d'utilisation digestive approximatif ».

L'efficacité d'assimilation de la nourriture digérée exprime le taux de cette nourriture digérée transformée en matière corporelle. Elle est calculée selon la formule suivante :

$$\text{E.A.D.} = \frac{\text{Gain de poids}}{\text{Poids de nourriture ingérée} - \text{Poids des fèces}} \times 100$$

Waldbauer (1964) remarque que l'E.A.D. varie avec la qualité de nourriture consommée, mais ne dépend pas directement de sa digestibilité.

Tous les résultats moyens donnés dans cette note ont été calculés sur 10 individus. Quelques auteurs avaient déjà travaillé sur des groupes d'Insectes et non sur des individus isolés. Hiratsuka (1920), Evans & Goodliffe (1939), Waldbauer (1968) considèrent que l'utilisation des groupes d'individus peut être compliquée par la mortalité, le cannibalisme ou la consommation des individus morts. Ces facteurs n'interviennent heureusement pas dans nos élevages. Il y a lieu de signaler que l'élevage en groupes exige plus d'attention que les élevages individuels.

Résultats

Tableau I

Durée des stades larvaires de *Pieris brassicae* (L) (exprimée en heures), d'animaux maintenus à 23 ± 2 °C, à une humidité relative de 75 ± 15 %, et une photopériode de 16 heures. La nourriture est constituée de Choux-Cavalier.

Stades larvaires	Nombre de larves observées	Durée minimum	Durée maximum	Durée moyenne
1er stade	50	66	70	68
2e stade	50	44	48	46
3e stade	50	46	48	47
4e stade	45	54	56	55
5e stade	40	102	108	105

Le nombre de stades observé dans les conditions d'élevage décrites ci-dessus est de 5, en accord avec les données de David & Gardiner (1962). Cependant, la durée des stades diffère des valeurs indiquées par ces auteurs. Ceci peut-être dû à la différence des conditions d'élevage et du type de nourriture offerte. Le 5e et dernier stade larvaire dure plus longtemps que les stades précédents, peut-être en raison des importants changements physiologiques qui interviennent à cet âge.

Les résultats exprimés dans le tableau II pour les trois derniers stades larvaires donnent les valeurs de l'augmentation du poids frais et de la consommation de nourriture au cours de ces étapes larvaires successives. L'augmentation en pourcentage du poids sec exprime une diminution de la teneur en eau du corps du 3e au 5e stade.

Tableau II

Poids frais de nourriture, augmentation de poids et du pourcentage de matière sèche des chenilles au cours de chaque stade larvaire. (Pesées effectuées sur une balance Mettler). Chaque résultat en grammes représente la moyenne pour un lot de 10 chenilles.

Le pourcentage de poids sec est calculé en faisant le rapport du poids sec d'une chenille dont on a extrait le contenu intestinal, au poids du même animal frais dont l'intestin a été vidé (1).

Stade larvaire	Poids de nourriture consommée	Poids initial frais	Poids final frais	Augmentation du poids frais	Poids (1) frais	Poids sec	% poids sec
3e stade	1,67	0,07	0,26	0,19	0,21	0,02	12,98
4e stade	4,05	0,28	1,38	1,10	1,11	0,14	13,22
5e stade	29,45	1,19	4,15	2,96	4,11	0,98	23,89

Tableau III

Indices de consommation, de croissance et d'utilisation des 3, 4 et 5e stades larvaires de *Pieris brassicae* (L) (pesées effectuées sur balance Mettler). Chaque résultat en grammes représente la moyenne pour un lot de 10 chenilles. Tous les calculs de ce tableau ont été effectués sur les poids secs. L'augmentation en pourcentage de l'indice d'un jour par rapport à celui du jour précédent est exprimée entre parenthèses.

Stade larvaire	Consommation et croissance		Digestion et efficacité de transformation de la nourriture consommée		
	I.C.	C.R.	E.T.I.	C.U.D.A.	E.A.D.
3e stade :					
1er jour	5,56	0,93	16,63	73,75	22,55
2e jour	5,09	0,25	4,84	82,21	5,88
	− (8,4)	− (73,1)	− (70,8)	+ (11,4)	− (73,9)
4e stade :					
1er jour	4,12	1,15	27,79	65,40	42,49
	− (19,0)	+ (360,0)	+ (474,1)	− (20,4)	+ (622,6)
2e jour	3,16	0,13	6,18	57,03	10,84
	− (23,3)	− (88,7)	− (77,7)	− (12,7)	− (74,4)
5e stade :					
1er jour	4,27	0,68	15,94	60,87	26,18
	+ (35,1)	+ (423,0)	+ (61,2)	+ (6,7)	+ (141,5)
2e jour	3,52	0,78	22,09	48,72	45,34
	− (17,5)	+ (14,7)	+ (38,5)	− (19,9)	+ (73,1)
3e jour	2,29	0,18	8,02	45,86	17,50
	− (34,9)	− (77,0)	− (63,6)	− (5,8)	− (61,4)
4e jour	0,25	0,16	62,91	68,39	91,98
	− (88,8)	− (10,6)	+ (684,4)	+ (49,1)	+ (425,6)

Les résultats concernant les mesures des différents indices sont rassemblés dans le tableau III et représentés sur la figure 1. La croissance relative (C.R.) varie dans le même sens que l'efficacité de la transformation de la nourriture ingérée (E.T.I.) et l'efficacité d'assimilation de la nourriture digérée (E.A.D.) sauf le 4e jour du 5e stade, mais la plus grande augmentation

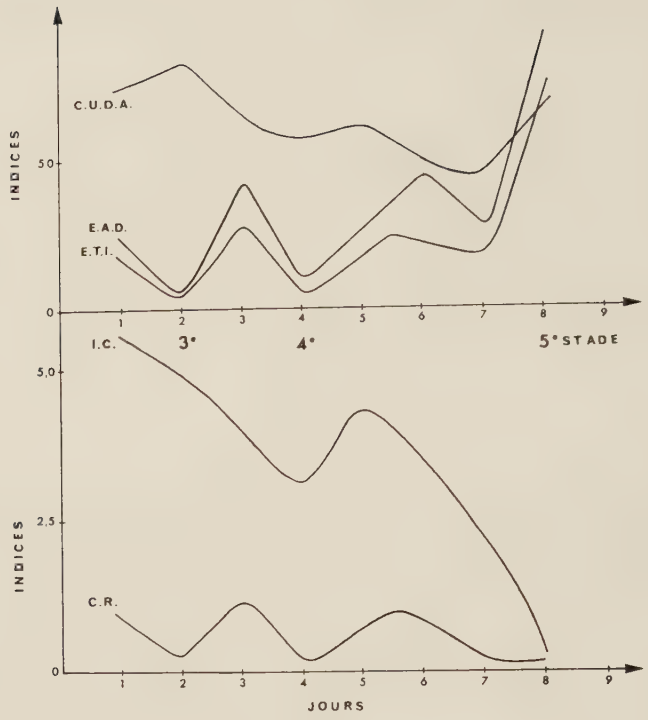


Fig. 1, Courbes de variation des indices C.U.D.A., E.A.D., E.T.I., I.C. et C.R. en fonction de l'âge des larves de *Pieris brassicae* (L.). (L'échelle des indices I.C. et C.R. est 20 fois plus grande que l'échelle des indices C.U.D.A., E.A.D. et E.T.I.)

de la C.R. intervient le 1er jour du 5e stade. La plus grande diminution relative du E.A.D., du E.T.I. et de la C.R. se situe le 2e jour du 4e stade.

L'indice de consommation (I.C.) et le coefficient d'utilisation digestive approximatif (C.U.D.A.) ne correspondent pas avec l'E.I.T., l'E.A.D. et la C.R. sauf durant quelques jours. Le seul jour où tous les indices montrent une augmentation par rapport au jour précédent est le 1er jour du 5e stade. Le même jour nous trouvons la plus grande augmentation de l'I.C. et la plus grande augmentation de la C.R. Le reste du temps l'I.C. montre une diminution par rapport au jour précédent. Ceci est dû au fait que l'augmentation du poids moyen de l'Insecte est supérieure à l'augmentation de la nourriture consommée. Mais le 1er jour du 5e stade nous trouvons une augmentation en poids de nourriture consommée beaucoup plus importante que l'augmentation en poids moyen de l'Insecte; cette relation inverse est responsable de l'augmentation de l'I.C. L'efficacité de l'aliment consommé diminue avec l'augmentation de la durée des stades successifs.

La croissance relative (C.R.) décroît le 2e jour des 3e et 4e stades larvaires; cependant le 5e stade larvaire montre une augmentation les 2 premiers jours, suivie d'une diminution les 2 jours suivants.

Le coefficient d'utilisation digestive approximatif (C.U.D.A.) varie d'un stade à l'autre avec les transformations physiologiques et l'âge. Ses variations ne suivent pas celles de l'E.T.I. et l'E.A.D.

L'efficacité de la transformation de la nourriture ingérée en matière corporelle (E.T.I.) varie en fonction de l'E.A.D. et de la C.R. mais il diffère de la C.R. le dernier jour du 5e stade. L'E.T.I. et l'E.A.D. sont en relation directe avec l'augmentation ou la diminution en pourcentage du gain de poids moyen mais le poids de la nourriture consommée et la quantité d'excréments émis interviennent également.

Les résultats sur la quantité des fèces émises sont exprimés dans le tableau IV. Nous constatons une augmentation du 3e au 5e stade larvaire du rapport entre le poids sec de la nourriture consommée et le nombre de boulettes fécales émises. Enfin le poids sec d'une boulette fécale augmente avec le stade larvaire. Nous montrons également qu'il existe une corrélation hautement significative entre le poids sec de nourriture consommée et le poids de fèces rejetées pour le 3e et 5e stade larvaire. La corrélation pour le 4e stade larvaire est négative. La corrélation entre le poids sec de nourriture consommée et le nombre de boulettes fécales émises est hautement significative pour les trois stades larvaires étudiés mais le coefficient de corrélation est négatif pour le 3e stade larvaire. Nous observons également que le rapport entre la quantité de nourriture consommée et la quantité d'excréments émise varie du 3e au 5e stade larvaire. Cette variation est peut-être responsable de la variabilité des coefficients de corrélation du tableau IV. Il semble

Tableau IV

Poids et nombre de boulettes fécales émises à chaque stade larvaire. Toutes les pesées exprimées en grammes ont été faites sur 30 chenilles des 3, 4 et 5e stades. Pesées effectuées sur balance Mettler. On a noté dans ce tableau la moyenne des résultats obtenus pour 10 chenilles de chaque stade.

Stades larvaires	Poids sec consommé	Poids sec des fèces	Nombre boulettes émises	Coeff. corél. r Poids nourrit. Poids fèces	Coeff. corél. r Poids nourrit. Nb. boulettes fécales	Poids sec consommé sur le poids sec fèces	Poids sec consommé sur le Nb. boulettes émises	Poids sec de chaque boulette
3e	0,26	0,05	823	1,00	— 0,99	4,82	0,0003	0,00006
4e	0,63	0,24	1439	— 0,31	0,99	2,60	0,0004	0,00017
5e	4,62	2,26	3212	0,99	0,99	2,05	0,0014	0,00070

que le poids sec de l'excrément ou le nombre de boulettes fécales varie non seulement avec la qualité de la nourriture (Waldbauer, 1964) mais aussi avec le C.U.D.A., l'âge et l'état physiologique des larves ainsi qu'avec les divers facteurs d'environnement (Hiratsuka, 1920). Cependant, l'utilisation du nombre de boulettes fécales pour l'estimation de la consommation

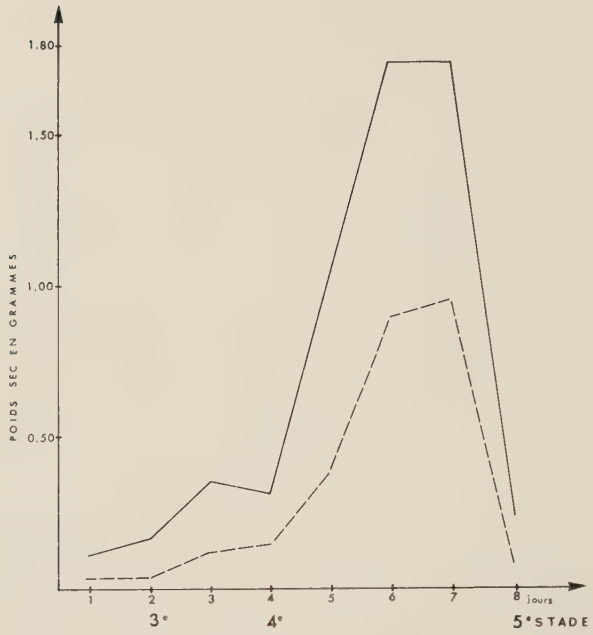


Fig. 2, Courbe de variation du poids de nourriture consommée et du poids de fèces émises en fonction de l'âge des larves de *Pieris brassicae* (L.).

———— Poids de nourriture consommée.

..... Poids de fèces émises.

de la nourriture a été critiqué par Kasting & McGinnis (1962) et Waldbauer (1964) qui considèrent le critère du nombre de boulettes comme non significatif.

Discussion et conclusion

D'après les résultats obtenus par Buxton (1930), Evans (1962), Fewkes (1960), Johnson (1960), Kasting & McGinnis (1959), le taux d'utilisation de la nourriture varie d'un stade à l'autre et les stades jeunes ont un taux d'utilisation supérieur à celui des stades âgés; cependant chez les *Nabidae*, Fewkes (1960) observe l'inverse. Les observations de Carne (1966) sur différents stades larvaires de *Paropsis atomaria* (Coléoptère, *Chrysomelidae*) montrent que l'efficacité d'utilisation de la nourriture de cet Insecte varie dans le temps, mais décroît provisoirement après chaque mue et au moment où approche la fin du dernier stade larvaire. On peut attribuer les différences observées entre les résultats cités par les auteurs à de nombreux facteurs : variété des schémas expérimentaux, conditions d'élevage, utilisation de telle ou telle espèce d'Insecte et également choix des stades dans une espèce donnée. Ce sont ces facteurs qui rendent difficile la comparaison rigoureuse des résultats obtenus chez *Pieris brassicae*, aux résultats des auteurs cités; cependant nous tenterons cette comparaison.

Si nous calculons à partir du tableau III les valeurs de la consommation et de l'utilisation de la nourriture portant sur la durée complète des stades 3,

4 et 5, nous voyons que l'indice de consommation (I.C.) et le coefficient d'utilisation digestive approximatif (C.U.D.A.) décroissent du 3e au 5e stade; en revanche, l'efficacité de la transformation de la nourriture ingérée en matière corporelle (E.T.I.) et l'efficacité d'assimilation de la nourriture digérée (E.A.D.) croissent du 3e au 5e stade. Le taux de croissance (C.R.) montre une légère augmentation au 4e stade et décroît ensuite au 5e stade. Les variations ainsi observées dans l'utilisation de la nourriture indiquent que l'efficacité de cette utilisation par les larves de *Pieris brassicae* est modifiée en fonction des changements observés dans le gain de poids et la prise de nourriture. On constate que cette efficacité peut varier avec l'espèce de plante consommée (Soo Hoo & Fraenkel, 1966; Waldbauer, 1964, 1968) avec le type de feuille dans une même espèce de plante (Evans, 1939; Grison, 1956; Thobbi & Srihari, 1967) et également avec la température, l'humidité relative et d'autres facteurs physiques qui peuvent aussi affecter le taux de croissance (Teissier, 1931).

Nos résultats montrent que le taux d'utilisation de la nourriture augmente avec l'âge des larves; Evans (1962), à l'inverse montre chez *Phonoctonus nigrofasciatus* Stål. (Hémiptère, *Reduviidae*) que les stades jeunes sont plus efficaces que les stades ultérieurs; il pense que le taux d'utilisation (E.T.I.) et le poids de nourriture ingérée peuvent varier suivant une courbe en « S ».

Waldbauer (1968) écrit que l'E.T.I. varie dans le même sens que le C.U.D.A. et l'E.A.D. mais nos résultats montrent que le C.U.D.A. décroît avec l'âge tandis que l'E.T.I. et l'E.A.D. croissent avec l'âge. L'accroissement de l'E.T.I. et de l'E.A.D. au cours du 5e et dernier stade larvaire de *Pieris brassicae* contredit l'hypothèse de Soo Hoo & Fraenkel (1966) selon laquelle la digestion et l'utilisation de la nourriture seraient effectuées de façon moins efficace par les larves du dernier stade en raison des changements internes et de la dépense exceptionnelle d'énergie survenant avant la pupaison. Nous supposons que l'énergie nécessaire à la survie décroît avec l'âge larvaire, particulièrement au cours du dernier stade larvaire avant la pupaison et beaucoup moins chez la chrysalide. Le dernier jour du dernier stade nous remarquons une grande augmentation de l'E.T.I. et l'E.A.D. Ce jour-là les larves se nourrissent seulement pendant 2 ou 3 heures puis elles demeurent immobiles et se préparent à la pupaison. Cette immobilité ainsi que l'arrêt de prise de nourriture durant la presque totalité du dernier jour pourraient être responsables de la diminution d'énergie nécessaire à la survie et de l'augmentation correspondante de l'E.T.I. et de l'E.A.D. Au cours du dernier stade, il doit exister un dispositif physiologique capable d'effectuer la transformation de la presque totalité de la nourriture digérée en matière corporelle et d'accumuler l'énergie nécessaire à la survie de la chrysalide.

D'après Gordon (1959) l'efficacité de la transformation par des rats de la nourriture en matière vivante diminue avec l'augmentation du poids du corps lorsque le poids des rats est multiplié par deux, la surface d'absorption intestinale est multipliée par 1,8. Evans (1962) suggère qu'il pourrait y avoir une relation analogue chez les Insectes. Nous envisageons d'étudier

cet aspect du problème chez *Pieris brassicae*. Une étude détaillée de l'augmentation du poids et de la taille des chenilles en fonction des changements observés par des méthodes histologiques dans les muscles longitudinaux (spécialement liés aux variations de longueur) sera menée en relation avec la consommation et l'utilisation de la nourriture par des larves de *Pieris brassicae*.

Remerciements

Je remercie M. le Professeur Possompès pour ses encouragements, ses directives et mes collègues MM. Caussanel et Chovet, Mmes Karlinsky et Montmory pour leur aide amicale pendant la préparation de cette note. Je remercie également Mme Maugé qui a tapé le manuscrit.

SUMMARY

The paper presents the results of observations made on the consumption and utilization of food by 3rd, 4th, and the 5th or the last instar larvae of *Pieris brassicae* (L.). The consumption index (C.I.) decreases with the increase of the larval age except on the first day of the 5th instar where we found an increase in C.I. with respect to the previous day. The relative growth (G.R.) rises and falls with the efficiency of conversion of ingested food to body matter (E. C. I.) and the efficiency with which digested food is converted to body matter (E.C.D.) except on the last day of the 5th instar where we found a decrease in G.R. followed by an high increase of E.C.I. et E.C.D. The approximate digestibility (A.D.) was found to vary from instar to an instar and does not follow other indices.

The % of dry matter of the larvae studied was found to increase with the increase of the number of instars.

The dry weight and the number of fecal pellets produced by the larvae varied from instar to an instar and were found to be an unreliable index for estimation of the food consumption.

BIBLIOGRAPHIE

Buxton, P. A., 1930. — The biology of a blood-sucking bug, *Rhodnius prolixus*. — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **78**, p. 227-236.

Carne, P. B., 1966. — Growth and food consumption during the larval stages of *Paropsis atomaria* (Coleoptera : *Chrysomelidae*). — *Ent. exp. appl.*, **9**, p. 105-112.

Chauvin, R., 1964. — Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. IV. Le coefficient d'utilisation digestive, le rythme d'excrétion et le transit intestinal. — *Bull. Soc. ent. Fr.*, **51**, p. 24-29.

David, W. A. L. & Gardiner, B. O. C., 1962. — Observations on the larvae and pupae of *Pieris brassicae* (L.) in a laboratory culture. — *Bull. ent. Res.*, **53**, p. 417-436.

Dusaussoy, G. & Delplanque, A., 1964. — L'élevage de *Pieris brassicae* (L.) en toutes saisons : accouplement et ponte en conditions artificielles. — *Rev. de Path. Vég. et Ent. Agr. de Fr.*, **43** (2), p. 119-134.

Evans, A. C., 1939 *a*. The utilization of food by the larvae of the Buff-tip, *Phalera bucephala* (Linn.) (Lepidopt.). — *Proc. R. ent. Soc. Lond. A*, **14**, p. 25-30.
— 1939 *b*. — The utilization of food by certain Lepidopterous larvae. — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **89**, 13-22.

Evans, A. C. & Goodliffe, E. R., 1939. — The utilization of food by the larva of the mealworm, *Tenebrio molitor* (L.) (Coleop.). — *Proc. R. ent. Soc. Lond. A.*, **14**, p. 57-62.

Evans, D. E., 1962. — The food requirements of *Phonoctonus nigrofasciatus* Stal. (Hemiptera, *Reduviidae*). — *Ent. exp. appl.*, **5**, p. 33-39.

Fewkes, D. W., 1960. — The food requirements by weight of some British *Nabidae* (Heteroptera). — *Ent. exp. appl.*, **3**, p. 231-237.

Fraenkel, G., 1959. — A historical and comparative survey of the dietary requirements of insects. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **77** (2), p. 267-274.
— 1959. — The raison d'être of secondary plant substances. — *Science*, N. Y., **129**, p. 1466-1470.

Gere, G., 1956. — Investigations into the laws governing the growth of *Hypantria cunea* Drury caterpillars. — *Acta biol. Hung.*, **7**, p. 43-72.

Gordon, H. T., 1959. — Minimal nutritional requirements of the German roach, *Blatella germanica* L. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **77**, p. 290-351.

Grison, P., 1956. — Effets de l'alimentation sur divers caractères physiologiques de deux Lépidoptères (*Euproctis phaeorrhea*; *Malacosoma neustria*). — *C. R. Acad. Sci. Paris*, **242**, p. 414-416.

Hiratsuka, E., 1920. — Researches on the nutrition of the silkworm. — *Bull. seri. Exp. Sta. Japan*, **1**, p. 257-315.

Hopkins, F. G., 1912. — Feeding experiments illustrating the importance of accessory factors in normal dietaries. — *J. Physiol., Lond.*, **44**, p. 425-460.

Ito, T., 1960. — Effect of sugars on feeding of larvae of the silkworm, *Bombyx mori*. — *J. Ins. Physiol.*, **5**, p. 95-107.

Johnson, C. G., 1960. — The relation of weight of food ingested to increase in body-weight during growth in the bed-bug, *Cimex lectularis* L. (Hemiptera). — *Ent. exp. appl.*, **3**, p. 238-240.

Kasting, R. & Mc Ginnis, A. J., 1959. — Nutrition of the pale western cutworm, *Agrotis orthogonia* Morr. (Lepidoptera : *Noctuidae*). II. Dry matter and nitrogen economy of larvae fed on sprouts of a hard red spring and a durum wheat. — *Can. J. Zool.*, **37**, p. 713-720.

Lafon, M., 1951. — Quelques documents sur l'appétit et la consommation alimentaire chez les Insectes. — *Ann. Nutr. Paris*, **5**, p. 485-504.

Legay, J. M., 1953. — Sur une méthode d'étude quantitative de la prise de nourriture chez le ver à soie. — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **236**, p. 326-328.
— 1957. — La prise de nourriture chez le ver à soie. — *Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. C.* (numéro hors série), p. 1-169.
— 1958. — Recent advances in silkworm nutrition. — *Ann. Rev. Ent.*, **3**, p. 75-86.
— 1960. — Physiologie du ver à soie. — *Inst. Nat. Rech. Agron., Paris*, p. 1-103.

Mathur, L. M. L., 1967. — On the food utilization and digestion of major food nutrients in the Lepidopterous larvae feeding on cauliflowers. — *Zool. Anz.*, **178**, p. 82-89.

Mukaiyama, F. & Ito, T., 1962 *b*. — Digestion experiments in the silkworm *Bombyx mori*, by means of artificielle diets. II. Effect of cellulose powder added in diets. (In japanese with english summary). — *J. sericult. Sci. Japan*, **31**, p. 398-406.

Smith, D. S., 1959. — Utilization of food plants by the migratory grasshopper, *Melanoplus bilituratus* (Walker) (Orthoptera : *Acrididae*) with some observations on the nutritional value of the plants. — *Ann. ent. Soc. Am.*, **52**, p. 674-680.

Soo Hoo, C. F. & Fraenkel, G., 1966. — The consumption, digestion and utilization of food plants by a polyphagous insect, *Prodenia eridania* (Cramer). — *J. Insect. Physiol.*, **12**, p. 711-730.

Teissier, G., 1931. — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. — *Trav. Stn. biol. Roscoff*, **9**, p. 25-238.

Thobbi, V. V. & Srihari, T., 1967. — Growth response of *Prodenia litura* (Fabr.) in relation to the castor leaves obtained from irradiated plants. — *Indian J. Ent.*, **29** (2), p. 154-156.

Trager, W., 1953. — Nutrition. In « Insect Physiology » (K. D. Roeder, ed.) : 350-386. John Wiley & Sons, Inc. N. Y.

Walbauer, G. P., 1962. — The growth and reproduction of maxillectomized tobacco hornworms feeding on normally rejected non-solanaceous plants. — *Ent. exp. appl.*, **5**, p. 147-158.
— 1964. — The consumption, digestion and utilization of solanaceous and non-solanaceous plants by larvae of the tobacco hornworm, *Protoparce sexta* (Johan) (Lepidoptera; *Sphingidae*). — *Ent. exp. appl.*, **7**, p. 253-269.

— 1964. — Quantitative relationships between the numbers of fecal pellets, fecal weights and weight of food eaten by Tobacco Hornworms, *Protopatce sexta* (Johan) (Lepidoptera; *Sphingidae*). — *Ent. exp. appl.*, **7**, p. 310-314.
— 1968. — The Consumption and utilization of food by Insects. In « Advances in insect Physiology » (J. W. L. Beament, J. E. Treherne and V. B. Wigglesworth, Ed). — **5**, p. 229-288. *Acad. P. Lond. & N. Y.*

Waldbauer, G. P. & Fraenkel, G., 1961. — Feeding on normally rejected plants by maxillectomized larvae of the tobacco hornworm, *Protoparce sexta* (Lepidoptera, *Sphingidae*). — *Ann. ent. Soc. Am.*, **54**, p. 477-485.

Wigglesworth, V. B., 1965. — « The Principles of Insect Physiology », 6th Ed., 741 pp. Methuen & Co., Ltd. Lond.

Yokoyama, T., 1963. — Sericulture. — *Ann. Rev. Ent.*, **8**, p. 287-306.

(Laboratoire de Physiologie des Insectes,
Faculté des Sciences,
7, quai Saint-Bernard, 75-Paris-5e.)

LA CROISSANCE CELLULAIRE DE QUELQUES TISSUS EN RELATION AVEC LA CONSOMMATION ALIMENTAIRE ET LA CROISSANCE PONDERALE ET LINEAIRE CHEZ PIERIS BRASSICAE L.

THOTA SRIHARI .

INTRODUCTION:

Schneiderman et Gilbert [1] pensent que la plupart des organes et le tégument des chenilles augmentent en volume pendant la période d'intermue sans multiplication des cellules; celle-ci s'effectue de façon discontinue en se limitant à la période située immédiatement avant ou après la mue. Ce type de croissance n'a été étudié que par quelques auteurs [2]. Trager [3,4] a étudié d'une façon détaillée la croissance cellulaire chez Lucilia sericata, Bombyx mori et Aedes aegypti en relation avec la croissance de l'animal. Il montre que toute la croissance larvaire chez Lucilia sericata est due à une augmentation de la taille des cellules et non à une multiplication de celles-ci. Par contre, chez Bombyx mori et Aedes aegypti, certains tissus subissent une croissance cellulaire, d'autres une multiplication cellulaire. La croissance se fait de deux façons: elle peut être proportionnelle à l'augmentation de la taille du corps ou bien croître plus vite. La taille des cellules qui se multiplient augmente proportionnellement moins rapidement que la taille du corps. Les résultats obtenus conduisent Trager à l'hypothèse suivante: les tissus larvaires qui s'histolysent entièrement durant la nymphose tendent à croître par une augmentation de taille de leurs cellules, tandis que ceux qui persistent jusqu'à l'imago croissent par multiplication cellulaire. Plusieurs auteurs ont également confirmé cette hypothèse [5, 6, 7, 8, 9]. Cependant on manque de travaux détaillés sur ce problème et plus spécialement en relation avec la mue et la croissance de chaque stade larvaire. Nous traitons ce problème au cours des trois derniers stades larvaires de Pieris brassicae, analysant la consommation de la nourriture, la croissance pondérale et linéaire, la surface interne de l'intestin moyen et la croissance des cellules épitheliales de l'intestin moyen, des cellules du corps gras, des cellules épidermiques et des oenocytes.

MATERIEL ET METHODES:

Les chenilles ont été elevées selon les techniques habituelles. [10, 11] Pour les observations histologiques, les animaux sont anesthésiés à l'éther puis fixés au Bouin pendant 16 heures. Le premier segment abdominal est inclu à la paraffine; les coupes de 5u d'épaisseur sont colorées à l'Azan et

hématoxyline-éosine. Les observations microscopiques et les dessins à la chambre claire des cellules de divers tissus ont été faits à l'aide d'un microscope Wild avec un oculaire 10 X un objectif 100 X (H.I.); la surface interne de l'intestin moyen avec 10 X oculaire et 3 X objectif.

Les grossissements correspondants sont indiqués dans le tableau-1. La surface des cellules est ensuite déterminée sur les dessins à l'aide d'un planimètre (G.Coradi, Zurich). Pour chaque observation on a étudié un minimum de 20 cellules de chaque type. Les cellules épitheliales de intestin moyen ont été mesurées partie apicale (bordure en brosse) incluse. A cause de leur petite taille les cellules épidermiques doivent être agrandies à partir des dessins faits à la chambre claire avant d'être mesurées (Objectif 10 X; Agrandisseur-Carl-Zeiss).

RESULTATS ET DISCUSSION:

Les résultats dans cette note (Tableau-I, II, Figure. 1) indiquent que les cellules épidermiques subissent certaines variations de taille au cours de la période d'intermue. Ceci est compréhensible du fait que la cuticule de la chenille au niveau thoracique et abdominal reste molle et permet dans une certaine mesure ces variations. Les cellules épidermiques se multiplient à la mue larvaire; cette multiplication s'accompagne d'une chute de leur taille. Les cellules épidermiques augmentent de taille durant la première moitié puis diminuent au cours de la 2e moitié des 4e et 5e stades larvaires, indépendamment des mitoses. Les cellules du corps gras diminuent aussi après chaque mue larvaire mais très peu par rapport aux cellules épidermiques; en revanche les oenocytes augmentent considérablement de taille après la mue. La taille des cellules du corps gras prend une grande importance au cours du dernier stade larvaire; cependant elle commence à baisser au cours du dernier jour de la vie larvaire au moment où les phénomènes de la métamorphose débutent.

La taille des oenocytes augmente durant la première moitié et diminue durant la dernière moitié des 3e et 4e stades larvaires. C'est au cours du 5e stade larvaire que ces cellules augmentent le plus; Les cellules de l'épithelium de l'intestin moyen subissent de petites variations au cours de la croissance larvaire. (Fig. 1). La surface interne de l'intestin moyen augmente d'un stade à l'autre mais elle prend son importance maximum au cours du dernier stade larvaire. On constate une très forte corrélation entre la surface interne de l'intestin moyen (en coupe transversale) et le poids de la nourriture consommée (r= 0,90); par contre cette surface interne de

l'intestin moyen ne présente aucune corrélation avec le poids de la nourriture utilisée. (avec l'E.A.D.° r= 0,41). En ce qui concerne la taille des cellules épitheliales de l'intestin moyen aucune corrélation significative n'a pu être établie avec les différentes variables envisagées pour la surface interne sauf avec le poids de la nourriture consommée, pas plus qu'avec la taille de l'animal. (Tableau-II.).

Le taux d'utilisation de la nourriture consommée ne dépend donc pas seulement de la surface disponible mais aussi de l'efficacité d'absorption de la nourriture digérée.

Les cellules du corps gras et les oenocytes dont la taille augmente montre une corrélation plus étroite avec le poids et la taille de l'animal et la taille de la glande prothoracique que les cellules épidermiques qui croissent par multiplication (Tableau-II.). Il y a lieu de signaler qu'au cours des trois derniers stades larvaires, les variations de la taille des oenocytes sont plus étroitement liés à celles de la glande prothoracique. L'importance physiologique de ce lien reste à éclaircir.

BIBLIOGRAPHIE:

(1) H.A. SCHNEIDERMAN & L.I. GILBERT. Science, 143, (1964) P; 325 - 333.
(2) M. GUILLAUME, Bull. Soc. Zool. Fr. 136 (2-3), (1961), P. 361 - 371.
(3) W. TRAGER, J. Exp. Zool. 71, (1935a), P. 489 - 508.
(4) W. TRAGER, J. Exp. Zool. 76, (3), (1937), P. 467 - 489.
(5) W.F. ABERCOMBIE, J. of Morph. 59, (1936), P. 91 - 112.
(6) D. LUDWIG & W.F. ABERCOMBIE, J. of Morph. 59, (1936), P. 113 - 122.
(7) D. BODENSTEIN, In Biol. of Drosophila, (1950) (Edt. by M. Demerec).
(8) F.W. ROBERTSON, Genetics, 44, (1959) P. 869 - 896.
(9) G.R. WYATT & B. LINZEN, J. Insect Physiol. 11, (1965), P. 259 - 262.
(10) T. SRIHARI, Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 6, (1970), P. 1003 - 1014.
(11). T. SRIHARI, Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) (1972), P. 359 - 376.

°. = L'indice d'utilisation E.A.D. a été déjà défini [10] par la formule suivante: $E.A.D. = \frac{\text{Gain de poids}}{\text{poids de nourriture ingérée} - \text{poids de fèces.}} \times 100$

TABLEAU-I. Taille des cellules de divers tissus au cours des 3 derniers stades larvaires de Pieris brassicae L. A= valeur moyen en Cm^2. B= erreur standard, C= accroissement en pourcentage par rapport observation précédente.

stades larvaire	jours		cellules épidermiques (16000X)	oenocytes (1600X)	cellules du corps gras (1600X)	cellules épitheliales de l'intestin moyen. (1600X)	surface interne de l'intestin moyen. (38X)
3e	0	A.	34,42	28,86	2,61	19,15	1,65
		B	2,09	1,99	0,15	1,23	0,03
3e	1	A	30,29	40,91	5,83	13,96	7,15
		B	1,71	2,18	0,62	0,63	0,05
		C	-11,9	41,8	123,4	-27,1	333,3
3e	2	A	42,20	33,53	6,73	17,98	5,51
		B	3,69	2,36	0,49	0,70	0,09
		C	39,3	-18,0	15,4	28,8	-27,9
4e	0	A	28,68	36,72	6,49	19,34	5,04
		B	1,27	3,08	0,56	1,00	0,03
		C	-32,0	9,5	-3,6	7,56	-8,5
4e	1	A	43,12	45,41	7,26	17,39	14,58
		B	2,51	2,02	0,37	1,01	0,24
		C	50,3	23,7	11,9	-10,1	189,3
4e	2	A	38,72	36,59	7,49	17,09	8,61
		B	2,06	1,64	0,52	0,77	0,05
		C	-10,2	-19,4	3,2	-1,7	-40,9
5e	0	A	28,36	43,96	6,14	13,46	17,18
		B	0,75	2,38	0,42	0,79	0,35
		C	-26,8	20,1	-18,0	-21,2	99,5
5e	1	A	45,91	79,39	8,66	18,63	52,20
		B	2,10	4,10	0,54	0,73	1,09
		C	61,9	80,6	41,0	38,4	203,8
5e	2	A	47,23	72,60	14,45	21,08	47,97
		B	2,55	3,98	0,97	0,90	0,69
		C	2,9	-8,6	66,9	13,2	-8,1
5e	3	A	43,80	112,91	23,19	17,01	47,03
		B	1,86	7,03	2,13	0,92	1,40
		C	-7,3	55,5	60,5	-19,3	-1,1
5e	4	A	-	74,07	19,35	-	-
		B	-	5,02	1,59	-	-
		C	-	-34,4	-16,6	-	-

TABLEAU-II. Coefficients de corrélations pour des trois derniers stades larvaires de Pieris brassicae L.

X / Y	Poids de l'animal	longueur de l'animal	longueur du ler segment abdl.,	largeur du ler seg. abdl.,	taille de la glande prothoracique	poids de la nourriture consommée.
Taille des cellules épidermiques	r= 0,71	0,75	0,77	0,66	0,63	0,73
Taille des oenocytes	r= 0,91	0,85	0,88	0,86	0,93	0,79
Taille des cellules du corps gras	r= 0,89	0,75	0,82	0,86	0,87	0,62
Taille des cellules épitheliales de l'intestin moyen.	r= 0,35	0,30	0,31	0,23	0,20	0,67

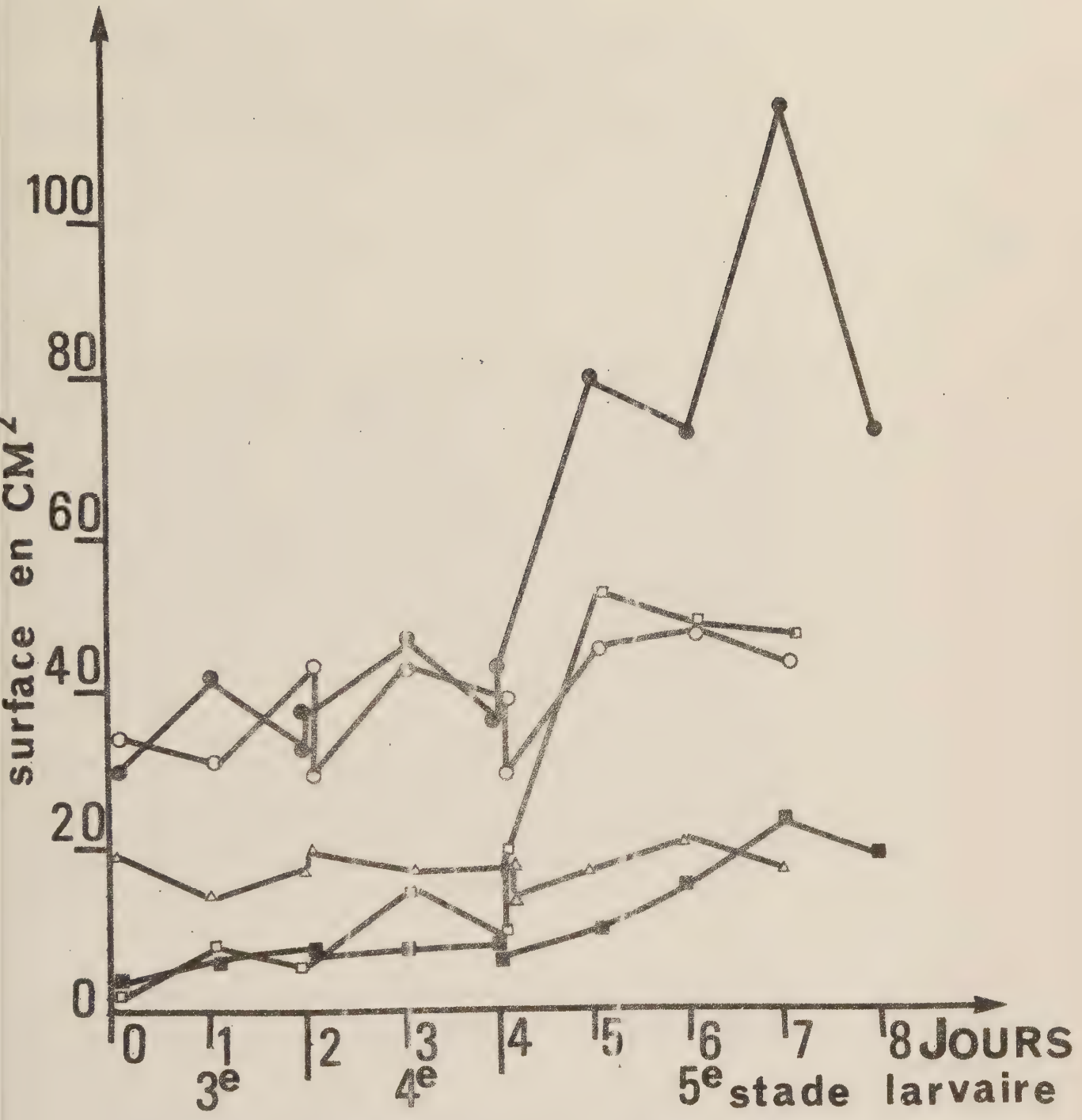


Figure 3: Variations de la surface des cellules épidermiques ○, des cellules du corps gras ■, des oenocytes ●, des cellules épitheliales de l'intestin moyen △, et de la surface interne de l'intestin moyen □ au cours des trois derniers stades larvaires de Pieris brassicae (L).

Ann. Soc. ent. Fr. (N. S.) 8 (2), 1972, 359 à 376

OBSERVATIONS SUR LE POIDS ET LA TAILLE AU COURS DE LA CROISSANCE ET DE LA MÉTAMORPHOSE CHEZ *PIERIS BRASSICAE*

PAR

Thota SRIHARI

Certaines lois quantitatives de la croissance des Insectes ont été établies grâce aux travaux classiques de TEISSIER (1931). En 1956, GERE a étudié la croissance des chenilles d'*Hyphantria cunea* (DRURY) et il a proposé d'étendre ses résultats aux Lépidoptères et même à l'ensemble des Insectes. C'est en fonction de ces travaux et de quelques autres (FEWKES, 1960; GERE, 1964; TEISSIER, 1936) que nous avons entrepris nos recherches sur le poids et la taille des chenilles de *Pieris brassicae* (L.) au cours de leur croissance et durant la métamorphose. Ces études complètent notre travail précédent sur la consommation et l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire (SRIHARI, 1970) et ont été effectuées sur le même Insecte. *Pieris brassicae* a été utilisé par de nombreux auteurs pour des études diverses : biologie, physiologie, endocrinologie, entomologie appliquée. Il y a peu de travaux cependant sur la croissance. La rapidité du développement de cet Insecte et la facilité de son élevage nous ont amené à le choisir pour nos recherches (1).

C'est à ces questions que nous nous sommes efforcés de répondre : comment le poids de cet Insecte varie-t-il au cours de la croissance et de la métamorphose? Y a-t-il des corrélations entre poids et longueur? Quelles sont les lois qui régissent les variations de ces deux grandeurs? Comment le pourcentage de matière sèche se modifie-t-il au cours du développement et de la métamorphose? Comment varient les proportions du corps des chenilles au moment de la mue et au cours du développement larvaire?

Matériel et méthodes

Les animaux sont élevés dans une étuve où l'on maintient une température de 23 $\pm$ 2 °C, une humidité relative de 75 $\pm$ 15 pour cent et une photopériode de 16 heures de jour. Les chenilles sont nourries de feuilles de Choux (type Cavalier). Les détails de l'élevage ont déjà été décrits (SRIHARI, 1970).

(1) Je remercie M. le Professeur POSSOMPÈS pour ses encouragements et ses directives et mes amis M. CAUSSANEL, Mme KARLINSKY, M. MONDAL et M. TALLUR pour leur aide amicale pendant la préparation de cette note. Je remercie Mme MAUGÉ qui a tapé le manuscrit et également Mme MONTMORY qui a effectué avec beaucoup de soin tous les graphiques.

Une heure après l'éclosion, les larves sont réparties par groupes de dix et pesées chaque jour sur une « balance Mettler ». Nous avons élevé dans les mêmes conditions d'autres chenilles qui nous ont servi d'animaux de remplacement en cas d'accident pendant les manipulations. Pour les observations sur le poids, nous avons utilisé cinq groupes de dix chenilles chacun. L'utilisation des groupes d'Insectes facilite beaucoup la détermination du poids des premiers stades larvaires. Les chrysalides sont pesées 6 heures après leur formation, puis tous les deux jours jusqu'à l'éclosion des papillons. Le poids des papillons est déterminé après 2 ou 3 heures de vie imaginale. Les animaux sont anesthésiés avant chaque pesée. Pour la détermination du poids sec, on prend trente chenilles de chaque stade larvaire juste avant la mue; réparties en trois groupes de dix, ces chenilles ont été pesées avant et après dessication (pendant 6 heures à l'étuve à 100 °C). Nous avons utilisé la même méthode pour les chrysalides et pour les imagos. Ceci nous a permis de déterminer le poids de matière sèche de ces animaux en pourcentage pendant la croissance et la métamorphose.

L'accroissement en pourcentage du poids frais des animaux a été calculé selon la formule suivante :

$$\text{A.P.F.P.} = \frac{\text{Pf}-\text{Pp}}{\text{Pp}} \times 100$$

(A.P.F.P. = augmentation du poids frais en pourcentage ; Pf = Poids frais le jour de l'observation; Pp = Poids frais le jour précédent).

Le pourcentage en matière sèche de ces animaux a été calculé selon la formule suivante :

$$\text{P.M.S.} = \frac{\text{Ps}}{\text{Pf}} \times 100$$

(P.M.S. = Pourcentage en matière sèche; Ps = Poids sec; Pf = Poids frais).

Pour mesurer les importants changements de taille qui surviennent au cours de la croissance et de la métamorphose de cette espèce, nous avons mesuré, chaque jour, dix animaux maintenus dans leur position naturelle à l'aide du microscope de mesure « 50-Carl Zeiss ». Les paramètres choisis sont : la longueur totale du corps; la longueur et la largeur de la tête, du mésothorax et du premier segment abdominal. Pour les chrysalides, nous n'avons mesuré que la longueur totale. Nous avons aussi mesuré des animaux juste avant et après la mue pour voir s'il y a des changements importants dans les proportions des différentes parties du corps.

Le pourcentage quotidien d'accroissement en longueur de ces animaux a été calculé selon la formule suivante :

$$\text{P.A.L.} = \frac{\text{LS}-\text{Lp}}{\text{Lp}} \times 100$$

(P.A.L. = Pourcentage de l'accroissement en longueur; Ls = Longueur le jour de l'observation; Lp = Longueur le jour précédent).

Le pourcentage quotidien d'accroissement en largeur de ces animaux a été calculé selon la formule suivante.

$$\text{P.A.l.} = \frac{\text{ls}-\text{lp}}{\text{lp}} \times 100$$

(P.A.l. = Pourcentage de l'accroissement en largeur; ls = largeur le jour de l'observation; lp = largeur le jour précédent).

I. — ÉTUDE DU POIDS

A) Variation du poids frais

Le poids des chenilles, après avoir atteint un maximum le 2^{e} jour du 5^{e} stade, commence à baisser à partir du 3^{e} jour du 5^{e} stade larvaire, puis continue à décroître de façon à peu près constante chez les chrysalides jusqu'à l'éclosion de l'adulte. Chez les adultes, le poids est réduit à peu près au tiers du poids maximum atteint chez les larves et à la moitié du poids des

TABLEAU I

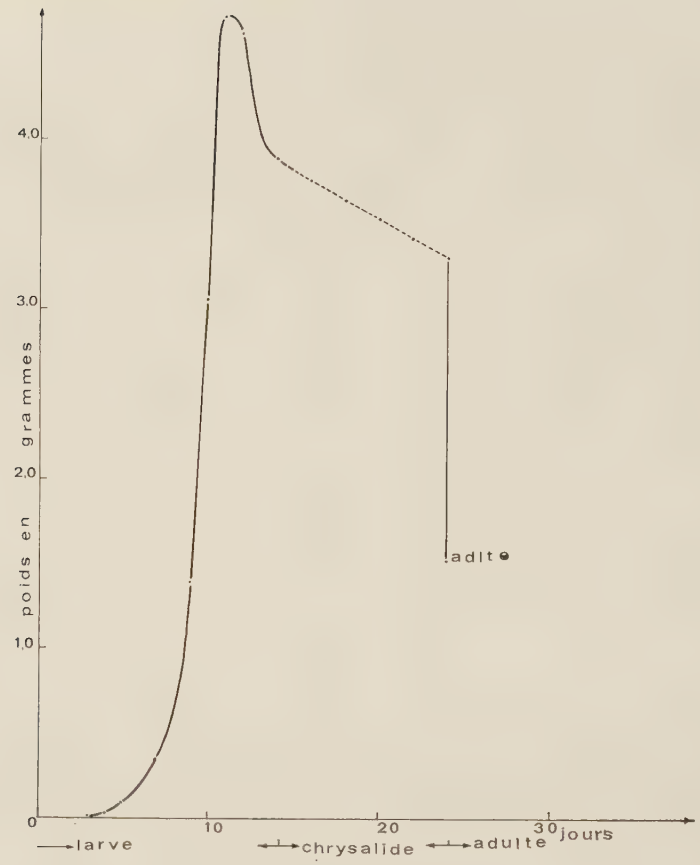
Accroissement du poids frais chez *Pieris brassicae* (L). Toutes les pesées ont été effectuées sur la « balance Mettler ». Les résultats moyens sont exprimés en grammes pour un groupe contenant dix animaux.
(E.S. : erreur standard; A.P.F.P. : accroissement du poids frais en pourcentage).

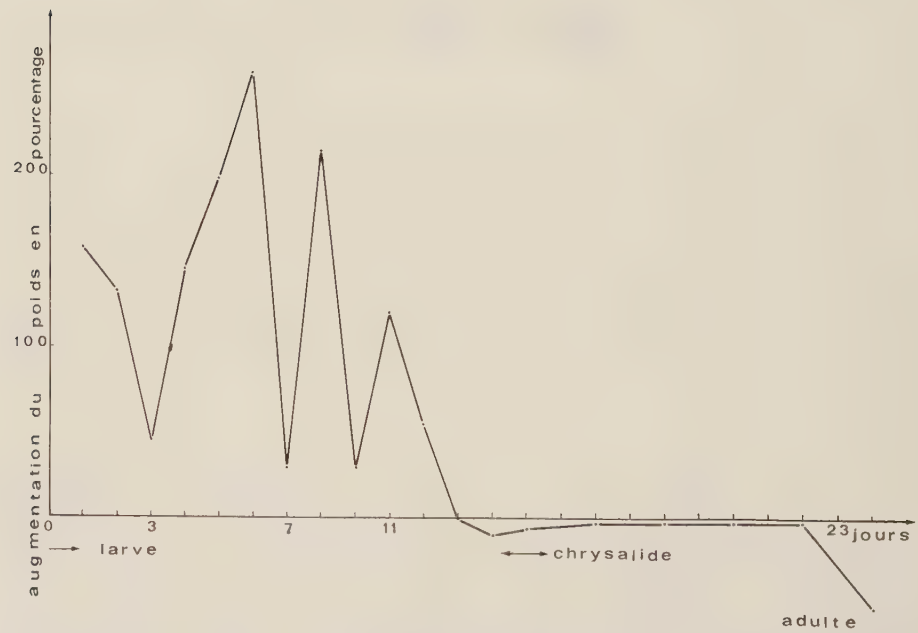
Stades	Poids initial	1 jour	2 jours	3 jours	4 jours	5 jours
1er	0,0012	0,0031	0,0072	0,0104		
E.S.	0,0001	0,0001	0,0001	0,0002		
A.P.F.P. ..	—	158 %	132 %	44 %		
2e	0,0104	0,0254	0,0756			
E.S.	0,0002	0,0007	0,0016			
A.P.F.P. ..	—	144 %	198 %			
3e	0,0756	0,2726	0,3462			
E.S.	0,0016	0,0142	0,0162			
A.P.F.P. ..	—	261 %	27 %			
4e	0,3462	1,0856	1,3880			
E.S.	0,0162	0,0284	0,0161			
A.P.F.P. ..	—	214 %	28 %			
5e	1,3880	3,0368	4,6780	4,6126	4,1128	3,8776
E.S.	0,0161	0,1004	0,0950	0,0352	0,0427	0,0501
A.P.F.P. ..	—	119 %	54 %	−1 %	−11 %	−6 %
Chrysalide ..	3,8776	3,7766	3,6550	3,5356	3,4194	1,6516 (adulte)
E.S.	0,0501	0,0556	0,0775	0,0794	0,0334	0,0342
A.P.F.P. ..	—	−3 %	−3 %	−3 %	−3 %	−52 %
		2 jours	4 jours	6 jours	8 jours	10 jours

chrysalides juste avant l'éclosion. Après l'éclosion les adultes se libèrent des matériaux résiduels de l'histolyse de l'intestin moyen et des matériaux excrétés pendant la nymphose; ils réduisent ainsi leur poids au minimum et exigeront moins d'énergie pour le vol (GERE, 1964).

Le poids initial des stades successifs de *Pieris brassicae* n'augmente pas en progression géométrique comme le mentionne FEWKES (1960) pour les Nabidés. Ainsi l'équation qu'il propose pour établir les relations existant entre les stades successifs des Nabidés ne s'applique pas à *Pieris brassicae*, mais le poids des larves de *Pieris brassicae* en fonction du temps donne une courbe en « S» comme cela a été mentionné par FEWKES pour les Nabidés (fig. 1).

L'augmentation de poids par rapport au jour précédent est exprimée dans la figure 2, qui nous indique que les jeunes stades larvaires augmentent de poids beaucoup plus vite que les derniers stades larvaires. Sur ce graphique nous pouvons également observer que l'augmentation relative du poids diminue avant chaque mue larvaire sauf au 2e stade. Pour expliquer la diminution du poids relatif au terme de chacune des intermues, il faut tenir compte, d'une part du fait que les larves vident leur intestin avant l'exuviation et, d'autre part, qu'elles s'alimentent moins (SRIHARI, 1970).


poids en grammes
4.0
3.0
2.0
1.0
0
10
20
30 jours
adlte
larve
chrysalide
adulte


augmentation du poids en pourcentage
200
100
0
3
7
11
23 jours
larve
chrysalide
adulte

Quelques auteurs ont mentionné (Bertalanfy, 1942; Gere, 1956) que les changements de poids chez les Insectes peuvent s'exprimer à l'aide de l'équation exponentielle ci-dessous.

$g = g_o^{ekt}$; et $\log g = \log g_o + kt \log e$, dans laquelle g représente le poids de l'Insecte le « t^e jour »; g_o son poids juste après l'éclosion; t son age en jour et K une constante d'augmentation du poids. Selon cette formule, le logarithme du poids de l'Insecte en croissance donne une ligne droite s'il est exprimé en fonction du temps (jours), dans des conditions constantes d'élevage et d'environnement.

Les valeurs de la constante « k » sont exprimées dans le tableau II et dans la figure 3. Nous pouvons dire que l'équation s'applique approximative-

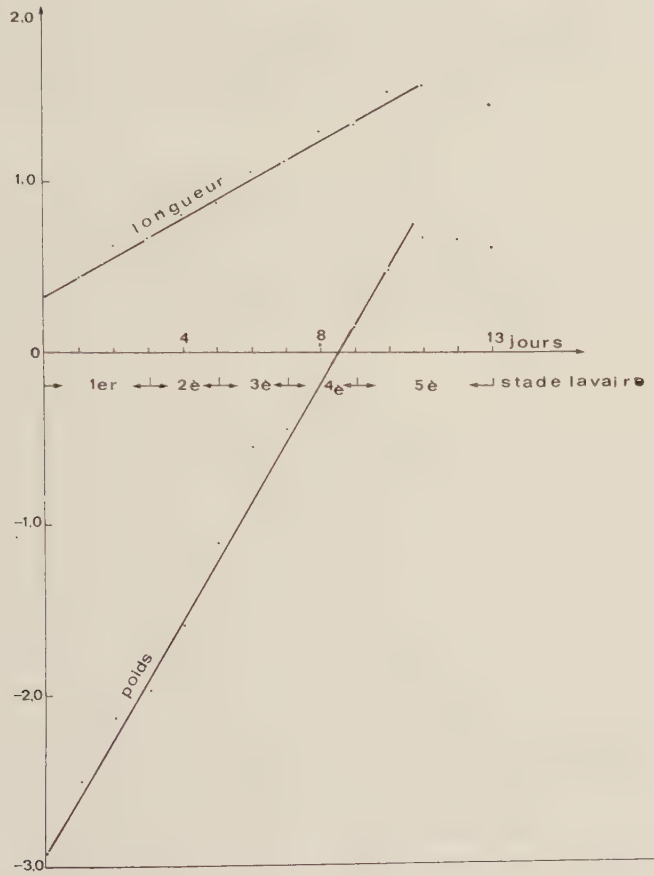


Fig. 3, variations logarithmiques du poids frais et de la longueur totale du corps au cours de la croissance larvaire de *Pieris brassicae*.

Fig. 1, courbes des variations du poids frais au cours de la croissance et de la métamorphose de *Pieris brassicae*.

Fig. 2, augmentation du poids frais exprimé en pourcentage par rapport à l'observation précédente.

Tableau II

Valeurs de la constante du poids frais exprimées en grammes pour un groupe contenant 10 animaux (pour cinq stades larvaires).

Stades larvaires	1er	2e	3e	4e	5e
Valeur de « k » ...	0,85	0,80	0,85	0,81	0,68

ment chez *Pieris brassicae* jusqu'au 4e stade larvaire. Pour le 5e stade larvaire cette formule ne convient pas à partir du 3e jour, moment où le poids commence à diminuer. Cette baisse correspond au début de la métamorphose. Ainsi l'équation exponentielle ne s'applique pas chez *Pieris brassicae* à l'ensemble de la période post-embryonnaire. Nous supposons qu'il en est de même chez les autres Lépidoptères (Gere, 1956; Teissier, 1931) et probablement chez les autres Holométaboles.

Les résultats concernant la matière sèche de *Pieris brassicae* au cours de la croissance et de la métamorphose sont résumés dans la figure 4. Ce graphique nous indique que le pourcentage de la matière sèche que nous désignerons par les initiales P.M.S. est très faible au premier stade, augmente au 2e stade, puis diminue au 3e stade. Le P.M.S. augmente ensuite jusqu'à la

Fig. 4, courbes des variations du pourcentage en matière sèche pendant la croissance et la métamorphose de *Pieris brassicae*.

formation de la chrysalide. Chez les chrysalides le P.M.S. diminue jusqu'au 4e jour puis augmente du 4e au 6e jour, moment à partir duquel le P.M.S. reste à peu près constant jusqu'à l'éclosion de l'adulte. Les adultes après l'émergence augmentent brusquement de P.M.S. L'augmentation du P.M.S. exprime une diminution de la teneur en eau corporelle et inversement.

Dans la figure 4 nous voyons qu'à partir du 3e stade larvaire le P.M.S. augmente jusqu'à la formation de la chrysalide. Au cours de cette période, la transformation de la nourriture en matière corporelle augmente du 3e au 5e stade larvaire (Srihari, 1970). Au même moment s'observe, sur coupes histologiques, une augmentation du corps gras qui correspond à l'augmentation du P.M.S.

En ce qui concerne les changements du P.M.S. chez les chrysalides nous supposons, en nous basant sur des observations anatomiques, que la diminution correspond à l'histolyse importante des tissus larvaires et son augmentation à l'histogenèse des tissus adultes.

II. — ÉTUDE DE LA TAILLE

Nous avons mesuré la longueur totale du corps, la longueur et la largeur de la tête, du mésothorax et du premier segment abdominal pour déterminer les changements qui interviennent au cours de la croissance larvaire.

1) Longueur totale du corps

Les variations de la longueur totale sont données dans le tableau III, et figurées par le graphique 5. Sur ce graphique, nous pouvons observer que la longueur totale en fonction du temps (en jours) donne une courbe en « S » ainsi que le poids total de ces animaux. Chez les chrysalides, la longueur totale reste constante. Chez les adultes, la longueur totale diminue par rapport à la chrysalide. Nous n'avons pas trouvé de différences notables de la longueur totale entre les deux sexes.

L'accroissement journalier de la longueur en pourcentage est donné dans la figure 6. Nous constatons que la longueur totale diminue avant chaque mue larvaire et diminue encore davantage après la mue. Le 5e stade larvaire présente une grande augmentation de la longueur le 2e jour. Cette longueur diminue ensuite jusqu'à la formation de la chrysalide. Nous pouvons également remarquer dans ce graphique que la croissance en longueur des jeunes stades larvaires est moins importante que celle des stades âgés. Ces variations de l'augmentation de la longueur en pourcentages sont presque inverses de celles des changements de poids, également en pourcentage.

Considérons l'équation exponentielle $g = g_o\, ^{ekt}$ pour exprimer les changements observés de la longueur totale des larves. L'équation est approximativement correcte jusqu'au 4e stade larvaire mais elle ne s'applique pas à la totalité du 5e stade sans doute en raison des changements qui interviennent lors de la pupaison. Selon cette équation, le logarithme de la croissance en longueur des larves doit être représenté graphiquement par une ligne droite. Nous pouvons constater dans la figure 3 que l'on obtient une ligne droite

TABLEAU III

Accroissement de la longueur totale de *Pieris brassicae* au cours du développement post embryonnaire.
(E.S. erreur standard; P.A.L. Pourcentage de l'accroissement en longueur)

Stades	Longueur initiale	1 jour	2 jours	3 jours	4 jours	5 jours
1er	1,87	2,66	4,13	4,59		
E.S.	0,03	0,01	0,03	0,07		
P.A.L.	—	43 %	55 %	9 %		
2e	4,52	6,38	7,36			
E.S.	0,06	0,14	0,14			
P.A.L.	— 1,5%	39 %	15 %			
3e	7,12	11,29	12,85			
E.S.	0,18	0,18	0,16			
P.A.L.	— 3,2 %	59 %	14 %			
4e	11,15	19,48	20,94			
E.S.	0,23	0,19	0,15			
P.A.L.	— 13,3 %	75 %	82 %			
5e	17,90	33,23	36,46	32,35	27,44	24,65 (chrys.)
E.S.	0,34	0,53	0,19	0,60	0,29	0,24
P.A.L.	— 14,5 %	86 %	10 %	— 11 %	— 15 %	— 10 %
Imago	22,41					
E.S.	0,19					
P.A.L.	— 9 %					

TABLEAU IV

Longueur et largeur de la tête aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae* exprimées en millimètres.

Stades larvaires	Nombre de larves observées	Longueur et largeur	Moyen	Erreur standard	Valeurs extrêmes
1er	40	longueur	0,3018	0,0068	0,27—0,35
1er	40	largeur	0,4448	0,0045	0,42—0,47
2e	30	longueur	0,4276	0,0087	0,38—0,49
2e	30	largeur	0,7403	0,0048	0,71—0,77
3e	30	longueur	0,6550	0,0130	0,58—0,77
3e	30	largeur	1,1970	0,0068	1,14—1,23
4e	30	longueur	1,0233	0,0237	0,92—1,20
4e	30	largeur	1,8446	0,0131	1,76—1,93
5e	51	longueur	1,5240	0,0149	1,41—1,70
5e	51	largeur	2,6464	0,0211	2,51—2,83

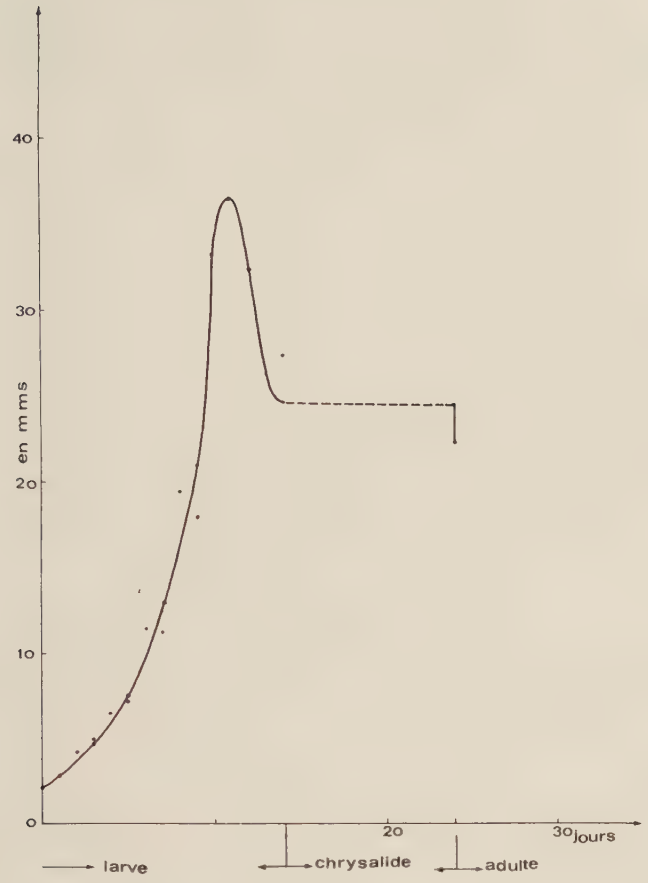


FIG. 5, courbes des variations de la longueur totale du corps pendant la croissance et la métamorphose de *Pieris brassicae*.

jusqu'au moment où débutent les phénomènes de métamorphose. Cette équation ne s'applique donc pas ici pour les changements de la longueur du corps durant la totalité de la vie larvaire.

2) Taille de la tête

Les mesures des variations de la taille de la tête de différents stades larvaires ont été données dans le tableau IV et ont servi à l'établissement de la figure 7. Nous constatons que la longueur et la largeur de la tête restent constantes pendant la durée de chaque stade, après avoir augmenté au moment de la mue. Chaque stade se différencie donc de l'autre par la taille de la tête, (BEAN, 1957; DROOZ, 1965; DYAR, 1890; RICHARDS, 1949; TAYLOR, 1931; TEISSIER, 1936). DAVID & GARDINER (1962) ont mesuré seulement la largeur de la tête aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae*, chez des animaux élevés à des températures variées. Ils constatent que la largeur de la tête reste constante. Jusqu'au 4e stade larvaire leurs résultats diffèrent

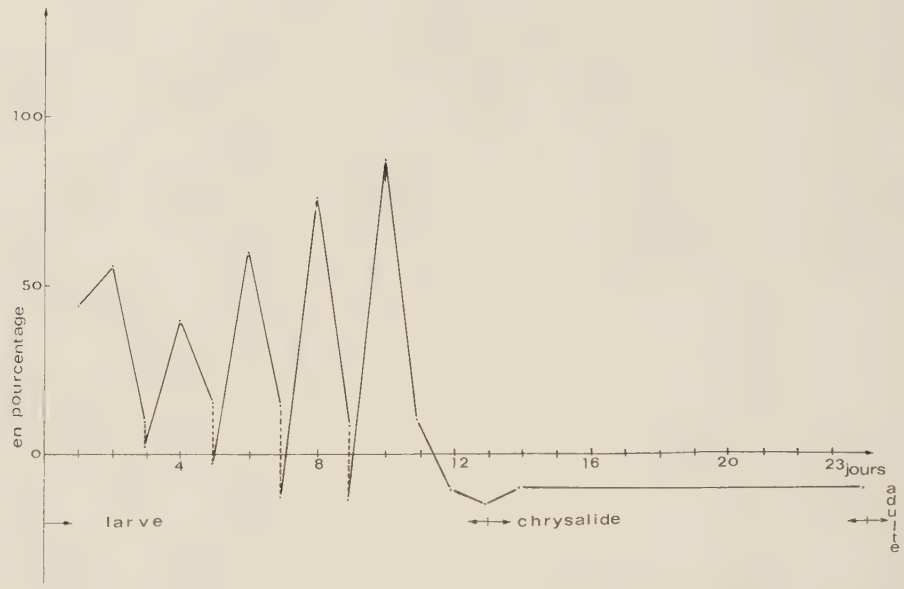


Fig. 6, augmentation de la longueur totale du corps en pourcentage pendant la croissance et la métamorphose de *Pieris brassicae*.

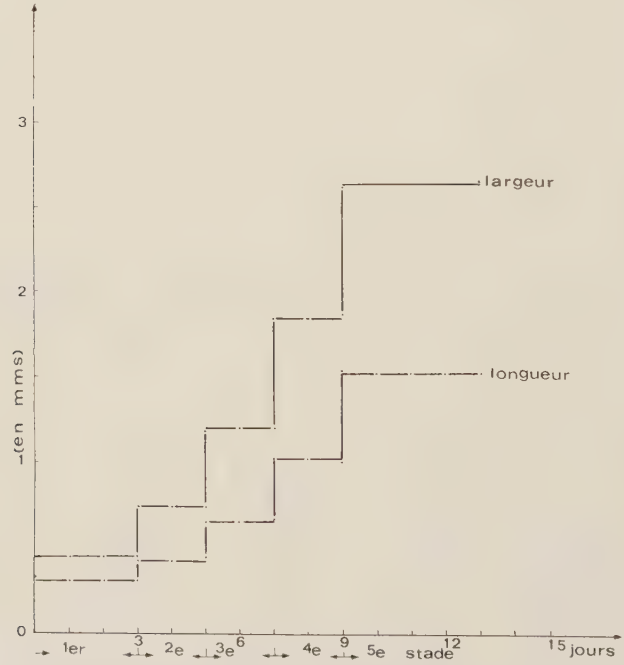


Fig. 7, courbes des variations journalières de la longueur et de la largeur de la tête aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae*.
(Les lignes verticales expriment les changements survenant au cours de la mue).

un peu des nôtres; ce fait est peut-être dû à des différences dans les méthodes de mesure et dans les conditions d'élevage. Nous avons utilisé le microscope de mesure Carl Zeiss alors qu'ils ont utilisé un microscope avec micromètre oculaire.

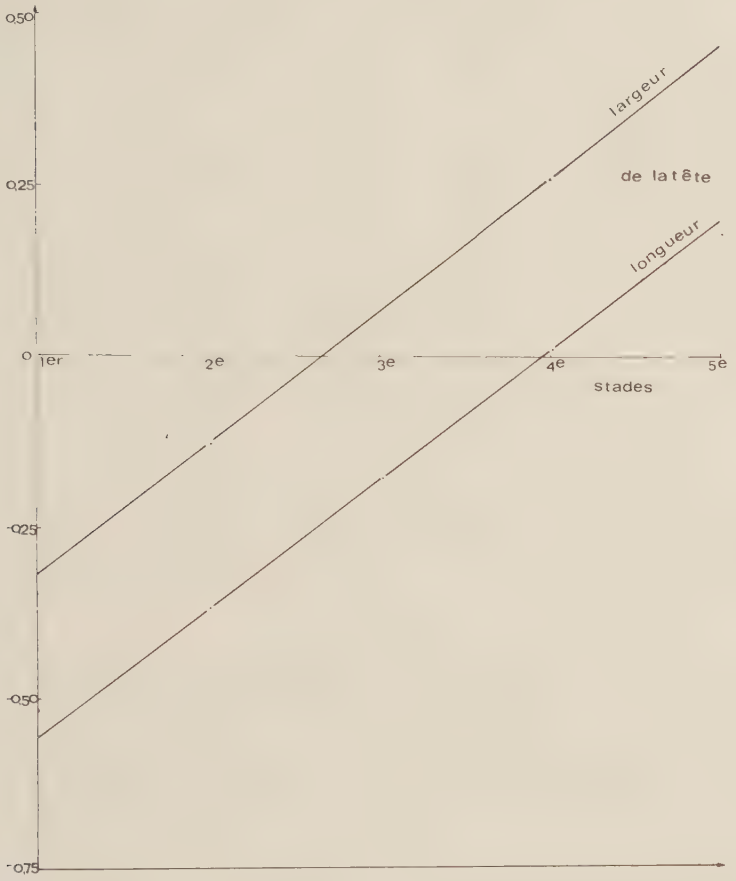


Fig. 8, variations logarithmiques de la longueur et de la largeur de la tête aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae*.

La figure 8 nous indique que la longueur et la largeur de la tête suivent l'équation exponentielle $g = g_o^{ekt}$ et aussi la loi de Dyar (Teissier, 1936) selon laquelle les valeurs de la tête (longueur ou largeur) des stades successifs forment une progression géométrique. La longueur ou la largeur de la tête de n'importe quel stade de *Pieris brassicae* peut être obtenue par l'équation suivante qui a été déjà utilisée par Gere (1956) : $l_n = l_n C^{n-1}$ (ln = longueur ou largeur de la tête du 1er stade larvaire; n = numéro du stade en question; C = constante de la croissance linéaire de la tête). Nous avons noté au 5e stade larvaire les mesures de la tête en distinguant les sexes mais nous n'avons pas trouvé des différences significatives et constantes; quelques auteurs ont noté chez d'autres Lépidoptères des différences sexuelles (Drooz, 1965).

Fig. 9, courbes des variations journalières de la longueur et de la largeur du mésothorax aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae*.
(Les lignes verticales expriment les changements survenant au cours de la mue.)

3) **Taille du mésothorax**

Les résultats des observations faites sur la longueur et la largeur du mésothorax ont été exprimés dans les tableaux V et VI.

Nous pouvons également observer les changements journaliers sur les tableaux V et VI. Nous voyons une forte augmentation de la longueur le 1er jour de chaque stade. Après cela l'augmentation de la longueur diminue en pourcentage et même elle décroît avant l'exuviation dans le cas du 1er et du 2e stades larvaires. Juste après chaque exuviation larvaire nous avons observé une diminution de la longueur accompagnée d'une augmentation de la largeur. Par contre la largeur augmente chaque jour même immédiatement après la mue et elle continue à augmenter jusqu'au dernier jour du dernier stade larvaire. Nous avons également noté que la plus grande augmentation de la largeur intervient le 2e jour du 5e stade larvaire. Enfin, sauf quelques différences que nous avons noté, il semble que la longueur et la largeur du mésothorax croissent dans l'ensemble parallèlement.

TABLEAU V

Longueur du mésothorax aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae* exprimées en millimètres.
(E.S. = erreur standard; P.A.L. = Pourcentage de l'accroissement en longueur, par rapport à l'observation précédente).

Stade larvaire	longueur initiale	1 jour	2 jours	3 jours	4 jours
1er	0,131	0,245	0,350	0,339	
E.S.	0,003	0,003	0,007	0,005	
P.A.L.	—	+ 87 %	+ 43 %	− 3 %	
2e	0,204	0,575	0,507		
E.S.	0,009	0,016	0,022		
P.A.L.	− 40 %	+ 182 %	− 12 %		
3e	0,417	0,700	0,927		
E.S.	0,009	0,019	0,038		
P.A.L.	− 18 %	+ 68 %	+ 32 %		
4e	0,678	1,048	1,558		
E.S.	0,020	0,041	0,033		
P.A.L.	− 27 %	+ 55 %	+ 49 %		
5e	1,276	1,924	2,190	2,326	2,506
E.S.	0,052	0,042	0,083	0,037	0,059
P.A.L.	− 18 %	+ 51 %	+ 14 %	+ 6 %	+ 8 %

TABLEAU VI

Largeur du mésothorax aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae* (L) exprimée en millimètres
(E.S. = erreur standard; P.A.l. = pourcentage de l'accroissement en largeur, par rapport à l'observation précédente).

Stade larvaire	Largeur initiale	1 jour	2 jours	3 jours	4 jours
1er	0,376	0,417	0,641	0,688	
E.S.	0,005	0,005	0,007	0,012	
P.A.l.	—	+ 11 %	+ 54 %	+ 7 %	
2e	0,709	0,897	1,084		
E.S.	0,009	0,013	0,013		
P.A.l.	+ 3 %	+ 27 %	+ 21 %		
3e	1,156	1,595	1,733		
E.S.	0,005	0,023	0,024		
P.A.l.	+ 7 %	+ 38 %	+ 9 %		
4e	1,777	2,468	2,895		
E.S.	0,028	0,041	0,027		
P.A.l.	+ 3 %	+ 39 %	+ 17 %		
5e	2,896	3,291	4,113	4,356	4,770
E.S.	0,031	0,042	0,088	0,049	0,032
P.A.l.	+0,03 %	+ 14 %	+ 25 %	+ 6 %	+ 10 %

4) **Taille du premier segment abdominal**

Les résultats concernant les variations de la taille du 1er segment abdominal ont été exprimés dans les tableaux VII et VIII.

La figure 10 résume ces changements journaliers de la longueur et de la largeur du 1er segment abdominal. Nous observons une plus grande augmentation de la longueur le 1er jour de chaque stade larvaire ainsi que nous l'avons observé pour la longueur du mésothorax. Ensuite l'augmentation diminue en pourcentage; elle est même négative juste avant la 2e mue larvaire. Immédiatement après chaque mue larvaire nous avons noté une diminution de la longueur accompagnée par une augmentation de la largeur comme dans le cas du mésothorax. Nous pouvons également noter une augmentation négative de la longueur à partir du 3e jour chez les stades ayant une durée de trois jours et davantage, mais cette augmentation est positive pour les stades dont la durée n'excède pas deux jours. La largeur augmente à partir du 1er jour du 1er stade larvaire jusqu'au dernier jour du dernier

Fig. 10, courbes des variations journalières de la longueur et de la largeur du 1er segment abdominal aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae*.
(Les lignes verticales expriment les changements survenant au cours de la mue.)

Tableau VII

Longueur du 1er segment abdominal aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae*, exprimée en millimètres
(E.S. = erreur standard; P.A.L. = Pourcentage de l'accroissement en longueur, par rapport à l'observation précédente.)

Stade larvaire	Longueur initiale	1 jour	2 jours	3 jours	4 jours
1er	0,115	0,240	0,316	0,302	
E.S.	0,003	0,005	0,007	0,007	
P.A.L.	—	+ 109 %	+ 32 %	— 4,4 %	
2e	0,222	0,558	0,569		
E.S.	0,011	0,008	0,011		
P.A.L.	— 27 %	+ 151 %	+ 2 %		
3e	0,454	0,734	0,872		
E.S.	0,012	0,021	0,036		
P.A.L.	— 20 %	+ 62 %	+ 19 %		
4e	0,698	1,382	1,578		
E.S.	0,036	0,028	0,019		
P.A.L.	— 20 %	+ 98 %	+ 14 %		
5e	1,305	2,163	2,668	2,606	2,055
E.S.	0,060	0,046	0,052	0,058	0,056
P.A.L.	— 17 %	+ 66 %	+ 23 %	— 2,3 %	— 21 %

Tableau VIII

Largeur du 1er segment abdominal aux différents stades larvaires de *Pieris brassicae*, exprimée en millimètres
(E.S. = erreur standard; P.A.l. = Pourcentage de l'accroissement en largeur, par rapport à l'observation précédente).

Stade larvaire	Largeur initiale	1 jour	2 jours	3 jours	4 jours
1er	0,372	0,423	0,681	0,697	
E.S.	0,008	0,000	0,008	0,012	
P.A.l.	—	+ 14 %	+ 61 %	+ 2,4 %	
2e	0,773	0,985	1,160		
E.S.	0,017	0,016	0,017		
P.A.l.	+ 11 %	+ 27 %	+ 18 %		
3e	1,222	1,710	1,819		
E.S.	0,007	0,019	0,037		
P.A.l.	+ 5,3 %	+ 39 %	+ 6 %		
4e	1,969	2,702	2,995		
E.S.	0,037	0,023	0,024		
P.A.l.	+ 8 %	+ 37 %	+ 11 %		
5e	3,047	3,836	4,452	4,641	4,737
E.S.	0,091	0,040	0,037	0,083	0,040
P.A.l.	+ 1,7 %	+ 26 %	+ 16 %	+ 4,3 %	+ 2 %

stade larvaire. La plus grande augmentation de la largeur se produit le premier jour pour les 2e, 3e, 4e et 5e stades larvaires et le 2e jour pour le 1er stade larvaire.

Enfin, le premier segment abdominal croît parallèlement au mésothorax sauf durant le 5e et dernier stade larvaire où nous pouvons noter une diminution de la longueur du 1er segment abdominal à partir du 3e jour, diminution qui est accompagnée par une augmentation de la largeur. Autrement dit, pendant le 5e stade larvaire le mésothorax augmente en longueur et en largeur tandis que le premier segment abdominal diminue de longueur et augmente en largeur. Il semble qu'il en soit de même dans le cas des autres segments abdominaux et aussi du prothorax qui est très réduit au dernier jour de la vie larvaire.

CONCLUSIONS

Pendant la période larvaire la longueur de la chenille et le poids évoluent parallèlement. Pendant la période de nymphose, la longueur demeure constante mais le poids continue à diminuer. Celui-ci diminue encore et brusquement chez l'adulte après son éclosion alors que la longueur diminue seulement très peu. Les jeunes larves augmentent de longueur plus lentement que de poids. Chez *Dixippus morosus*, la longueur de l'animal augmente à chaque mue à peu près de 25 pour cent et reste constante dans l'intervalle entre 2 mues. Par contre le poids n'augmente qu'entre les mues et diminue au contraire au moment de l'exuviation. Quand la larve est mal nourrie, les deux caractères sont affectés inégalement. Les Insectes aquatiques comme la Notonecte présentent un accroissement brusque du poids sans rapport avec l'augmentation de substances organiques ni avec la croissance linéaire, il s'agit d'une absorption massive d'eau au moment de la mue (Teissier, 1931). Le poids et la longueur apparaissent donc comme des caractères indépendants plutôt que liés.

Juste après chaque mue larvaire, nous avons observé que la longueur diminue avec l'augmentation de la largeur; le poids aussi diminue mais faiblement. Ensuite la longueur et le poids continuent à augmenter pendant toute la période d'intermue. La tête augmente en longueur et en largeur juste après la mue mais reste constante jusqu'à la mue suivante. La capsule céphalique qui est molle après la mue devient rigide quelques heures plus tard et ne permet plus aucun accroissement. Pour le reste du corps les téguments demeurent extensibles au cours de la vie larvaire et permettent un accroissement en longueur et en largeur. La dureté du tégument contrôle donc les changements de taille. Cependant, au cours du 5e stade larvaire le mésothorax augmente en longueur et en largeur et devient plus important en comparaison des autres parties du corps, tandis que le premier segment abdominal diminue de longueur et augmente en largeur. Il semble qu'il en soit de même pour les autres segments abdominaux et aussi pour le prothorax qui se réduit considérablement au dernier jour du dernier stade larvaire. Pourquoi des segments à tégument mou présentent-ils un accroissement différent? Existe-t-il une différence dans la structure du tégument des diffé-

rentes parties du corps? Pourquoi le thorax (méso et métathorax) prend-il une grande extension par rapport aux autres parties du corps?

Le reste du corps se modifie également en fonction des besoins de la vie de l'adulte au cours de la métamorphose. Enfin, les changements de la taille du corps au niveau des zones de tégument mou semblent effectués par de nombreux muscles de la chenille. Ce point est l'objet actuel de nos recherches ainsi que la croissance cellulaire en relation avec les croissances pondérale et linéaire.

SUMMARY

T. Srihari : Observations on the weight and body changes during the growth and metamorphosis of *Pieris brassicae*.

This paper presents the results of observations made on the weight and body changes during the growth and metamorphosis of *Pieris brassicae* (L). During the course of larval development the total body weight and length change in an "S" shaped curve. The larvae after attaining the maximum weight and length start decreasing their live weight and length till the formation of the pupa. During the pupal period the length remains constant but it reduces slightly in the adults after emergence whereas the weight continues to decrease almost constantly till the end of the pupal period. The adults however after the emergence reduce their weight by about 50 per cent of the pupal weight before the emergence. They do this by freeing themselves from all the remnants of histolytic and dispensable material. They thus reduce their weight to the minimum possible, and enable themselves to utilise less of the energy required for flight.

The percentage of dry matter was found to increase in second instar and decrease in third instar, then it continues to increase up to the formation of the pupa where the increase of fat body was found to be in direct correspondance. In the pupal period the percentage of dry matter decreases up to the fourth day and then it increases up to the sixth day and afterwards remains almost constant till the emergence of adults but they increase suddenly up to 34 per cent after the emergence. In the pupal period the per cent decrease of dry matter seems to correspond to pronounced histolysis of the larval tissues and the increase to the pronounced histogenesis of adult tissues.

The earlier instars are found to be more efficient in increasing their live weight than the later instars, whereas it is found to be inverse for the length increases. The increase in the live weight and the length of caterpillars roughly follows the exponential equation $g = g_o e^{kt}$ (for explanation see the text) up to the fourth instar but the said increases do not follow this equation in the fifth instar due to the changes occurring for pupation. The growth in length and width of the head of different larval instars follows the exponential equation as well as the Dyar's rule.

Just after every larval moulting, the total length and the lengths of mesothorax and the first abdominal segment were found to decrease with a corresponding increase in their widths. After this the length and widths of mesothorax and the first abdominal segment were found to increase continuously up to the last larval day except on the third and fourth days of the last instar, where we found a decrease in the lentgh of the first abdominal segment accompanied by an increase in its width.

BIBLIOGRAPHIE

Bean, J. L. & Batzer, H. O., 1957. — Mean head width for spruce budworm larval instars in Minnesota and associated data. — *J. Econ. Entom*, **50**, p. 499.

Bertalanfy, L., 1942. — Theoretische Biologie. II. Borntraeger, Berlin-Zehlendorf (cité par Gere, 1956).

David, W. A. L. & Gardiner, B. O. C., 1962. Observations on the larvae and pupae of *Pieris brassicae* in a laboratory culture. — *Bull. ent. Res.*, **53**, p. 417-436.

Drooz, A. T., 1965. — Elm spanworm head capsule widths and instars. — *J. Econ. Entom.*, **58**, p. 629-631.

Dyar, H. G., 1890. — The number of molts in Lepidopterous larvae. — *Psyche.*, **5**, p. 420-422.

Fewkes, D. W., 1960. — The food requirements by weight of some British Nabidae (Heteroptera). — *Ent. exp. & appl.*, **3**, p. 231-237.

Gere, G., 1956. — Investigations into the laws governing the growth of *Hyphantia cunea* Drury, caterpillars. — *Acta Biol. Hung.*, **7**, p. 43-72.
— 1964. — Change of weight, lipid and water content of *Lymantria dispar* L. with special regard to the chemical and energetic changes during insect metamorphosis and imaginal life. — *Acta Biol. Hung.*, **15** (2), p. 139-170.

Richards, O. W., 1949. — The relation between measurements of the successive instars of insects. — *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* (*A*), **24**, p. 8-10.

Srihari, T., 1970. — Étude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de *Pieris brassicae L.* — *Ann. Soc. ent. Fr.* **6** (4), p. 1003-1014.

Taylor, R. L., 1931. — On "Dyar's Rule" and its application to sawfly larvae. — *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **24**, p. 451-466.

Teissier, G., 1931. — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. — *Trav. Stn. biol. Roscoff.*, **9**, p. 25-238.
— 1936. — La loi de Dyar et la croissance des arthropodes. *Livre Jubilaire E. L. Bouvier*, p. 335-342.

Waldbauer, G. P., 1968. — The consumption and utilization of food by Insects. In "Advances of Insect Physiology" 5 ; p. 229-288. Acad. Press. Lond. N.Y.

Wigglesworth, V. B., 1965. — "The principles of Insect physiology"; 6th Ed., 741 p. Methuen & Co., Ltd. Lond.

(*Laboratoire de Physiologie des Insectes,*
Université Paris VI, 7, quai Saint-Bernard,
75 - *Paris* - 05)

LA GLANDE PROTHORACIQUE AU COURS DU DEVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE CHEZ PIERIS BRASSICAE L. (LEPIDOPTERE : PIERIDAE).

Par

Antoinette KARLINSKY et Thota SRIHARI

INTRODUCTION:

I/ Matériel et méthodes : 1) Elevages
2) Stades étudiés
3) Traitement par une substance analogue de l'hormone juvénile.
4) Méthodes de mesure

II/ Résultats :

1) Localisation, morphologie, innervation des glandes prothoraciques.
2) Evolution des glandes prothoraciques au cours du développement post-embryonnaire.
3) Modifications dûes à l'action d'une substance mimétique de l'hormone juvénile.

III: Discussion:

RESUME

En suivant les variations de taille des glandes prothoraciques de Pieris brassicae L., toutes les douze heures depuis la seconde mue larvaire chez les chenilles puis de vingt-quatre heures en vingt-quatre heures chez la nymphe et chez l'imago, nous avons observé:

1) Un cycle de mue accompagné d'une chute de taille des glandes prothoraciques après chaque mue, chute suivie d'une remontée atteignant son maximum juste avant la mue suivante.

2) l'existence de corrélations entre les variations de taille des glandes prothoraciques et celles de la taille et du poids de l'animal entier au cours de lavie larvaire.

3) une persistence des glandes prothoraciques durant toute la nymphose et au tout début de la vie imaginale.

4) une chute de taille rapide dès la mue imaginale, aboutissant à la disparition des glandes prothoraciques 48 heures environ après l'émergence de l'adulte.

L'application d'un mimétique de l'hormone juvénile au début du 5ème stade larvaire permet d'obtenir une prolongation de la croissance et de la vie larvaire. On observe dans ce cas une augmentation de la taille des glandes prothoraciques.

Les corrélations possibles entre la glande prothoracique d'une part, la dégénérescence musculaire et le développement ovarien d'autre part, sont envisagées dans ce travail.

SUMMARY.

The variations which the prothoracic glands of Pieris brassicae L., undergo during its post-embryonic development have been observed for every 12 hours in the larvae and 24 hours in the pupae and adults.

1. A cyclical molt results into a fall in the size of prothoracic glands just after each molt accompanied by an increase attaining the maximum of their size just before the following molt.

2. The possible correlates between the prothoracic glands, the degeneration of muscles and the development of ovaries have been discussed.

3. The persistence of prothoracic glands during the pupal and in the beginning of imaginal life has been observed.

4. A rapid decrease in the size of prothoracic glands just after the imaginal molt leads to their disappearance in the adults about 48 hours old.

5. The application of a juvenile hormone analogue on the 5th., instar larvae just after the last larval molt leads to a prolongation of larval period and growth. In these animals an increase in the size of prothoracic glands has been observed.

INTRODUCTION.

La glande prothoracique des Lépidoptèrères, comme ses homologues les glandes prothoraciques des Dictyoptères, céphaliques ventrales des Orthoptères et des Phasmoptères, thoraciques des Hémiptères, péritachéennes des Diptères, représentent la source apparente de l'hormone de croissance et de mue ou ecdysone. Dans divers ordres, on a pu montrer l'activité cyclique de telles glandes, dont le rythme est calqué sur le cycle de mue. Dans le seul ordre des Lépidoptères, FUKUDA dès 1944 puis WILLIAMS en 1946, par des techniques de ligatures, d'implantation et de parabioses, démontrent le rôle de cette glande dans les phénomènes de croissance, au moment des mues et de la métamorphose. De nombreux auteurs la localisent, décrivent son aspect, sa structure, son innervation chez diverses espèces. BEAULATON notamment étudie de façon détaillée son ultrastructure et ses caractéristiques cytochimiques chez Philosamia cynthia, Antheraea pernyi et Bombyx mori (1968). Chez Pieris brassicae, les données les plus complètes à ce jour proviennent d'une étude histologique menée par KAISER (1949). Un travail chronologique précis restait à faire. Nous avons donc cherché à établir les corrélations existant entre la croissance de la glande prothoracique et le développement de la larve, de la nymphe et de l'imago de Pieris brassicae, à préciser le moment exact de sa disparition et à envisager les relations possibles entre cette disparition et deux phénomènes survenant au début de la vie imaginale: la dégénérescence de muscles intersegmentaires de l'abdomen et le début de la vitellogenèse.

L'activité des glandes prothoraciques se trouve classiquement sous la dépendence d'une hormone prothoracotrope issue du cerveau; mais plusieurs auteurs ont montré que l'hormone juvénile aussi peut stimuler cette activité. Par des implantations de corpora allata, PFLUGFELDER chez le phasme Carausius morosus (1939) et WIGGLESWORTH chez la punaise Rhodnius prolixus (1955) réussissent à provoquer des mues surnuméraires; ils observent la persistance des glandes " prothoraciques " chez les larves qui en résultent. PFLUGFELDER signale en outre un fort accroissement de ces glandes chez les phasmes géants ainsi obtenus. CASSIER et FAIN-MAUREL (1970) ont établi que " la présence d'hormone juvénile dans l'hémolymphe au moment de la métamorphose et l'hyperactivité des corpora allata suffisent à assurer la pérennité post-imaginale des glandes ventrales chez Locusta migratoria migratorioides. Enfin, GILBERT et SCHNEIDERMAN (1959), puis KRISHNAKUMARAN et SCHNEIDERMAN (1965) concluent à l'activité prothoracotrope de divers composés mimétiques de l'hormone juvénile chez des chrysalides décérébrées de plusieurs espèces de Saturnides, se traduisant par une levée de la diapause. En étudiant l'action sur Pieris brassicae

d'une substance mimétique de l'hormone juvénile, le méthyl 3-7-11-triméthyl-11-chloro-2-dodecanoate, l'un de nous (SRIHARI, sous presse) constate qu'une application de cet analogue juste après la dernière mue larvaire prolonge, pour une dose donnée, de 24 à 48 heures la croissance larvaire, sans provoquer pour autant de mues surnuméraires. Il nous apparu intéressant de suivre dans ce travail les répercussions de ce traitement sur la glande prothoracique et, en particulier, de chercher à mettre en évidence les relations pouvant exister entre les modifications éventuelles de la taille de cette glande et la prolongation de croissance observée.

Pour ce travail, en majeure partie biométrique, nous utilisons les critères chronologiques ainsi que les données pondérales et linéaires établies par l'un de nous (SRIHARI,1972) pour définir le développement post-embryonnaire de cet insecte.

I/ MATERIEL ET METHODES:

1) Elevages :

Les larves de Pieris brassicae (souche provenant de la Minière) sont élevées selon la technique déjà décrite: élevage en étuve; Température de 23 ± 2°C; photopériode de 16 heures de lumière par 24 heures ; humidité relative de 75 ± 15 p. 100. (SRIHARI, 1970).

Dans ces conditions, le développement larvaire complet s'effectue en 13 jours. A chaque stade larvaire correspond une fraction précise de cette période. (Tab.1).

Les chrysalides, maintenues dans les conditions d'élevage des larves, nécessitent un délai de 10 jours pour achever leur développement.

Les adultes subissent la même température et la même photopériode. Ils ne reçoivent pas de nourriture, ce qui permet d'obtenir un lot homogène, éliminant les aléas de la prise de nourriture individuelle. Ils peuvent ainsi survivre plusieurs jours en atmosphère humide. On peut estimer à priori que le jeûne modifie peu la physiologie des premiers jours de la vie adulte : la vitellogenèse n'en est pas perturbée (KARLINSKY,1971) et on ne constate pas de différence entre adultes nourris et non nourris en ce qui concerne l'évolution des muscles (SRIHARI,1972).

2) Stades étudiés (Tab. 1) :

Nous avons jugé inutile de répéter les mesures pour chaque stade larvaire : nous avons donc éliminé les stades 1 et 2, de très petite taille. Pour suivre l'évolution de la glande prothoracique à partir de la 2ème mue larvaire, les chenilles sont prélevées juste après chaque mue, puis toutes les douze heures au cours des stades 3, 4 et 5. Nous avons également étudié

glande prothoracique juste avant chaque mue.

Les chrysalides sont étudiées de 24 heures en 24 heures à partir de mue nymphale. Les adultes ne sont pas suivis au délà du 3ème jour après émergence, âge auquel la glande prothoracique disparaît complètement, tout moins chez les imagos ne recevant aucune nourriture.

Les recherches effectuées portent indifféremment sur des mâles et sur s femelles.

3) Traitement par une substance analogue de l'hormone juvénile :

Un analogue de l'hormone juvénile, le méthyl 3-7-11-triméthyl-11-chloro-dodecanoate, s'est montré actif sur les larves de Pieris brassicae dans rtaines conditions (SRIHARI, sous presse). Nous avons utilisé ici la même bstance dans les mêmes conditions : des animaux venant d'effectuer leur rnière mue larvaire reçoivent en application locale sur le 3ème segment dominal 1 µl d'une dilution à 0,01 p.100 de la substance. La dilution de analogue est effectuée dans un mélange de 90 p.100 d'acétone et de 10 p.100 huile d'olive. L'application n'est pas répétée. Nous utilisons pour ce aitement une microseringue Hamilton de 10 ul. (1).

4) Méthodes de mesure :

Les animaux anesthésiés à l'éther sont disséqués sous Ringer-Ephrussi. glande est ensuite fixée in situ au Bouin, puis dessinée sur papier llimétré à l'aide de la chambre claire Wild (grossissement utilisé oculaire , objectif 50. Agrandissement linéaire du dessin : 1 cm représente 0,17 mm).

Les glandes prothoraciques ainsi agrandies sont alors reproduites sur papier calque épais, de densité homogène (Opalux/R), puis découpées et sées sur une balance de précision Mettler. Les poids obtenus sont proportio-els aux surfaces dessinées. Cette méthode convient particulièrement à l'étude surfaces comparées sur coupes histologiques, mais peut être également ployée pour l'étude d'organes plats, constitués d'une seule couche cellulaire, dont les variations de surface reflètent assez fidèlement les variations de lume : c'est le cas des glandes prothoraciques.

Pour chaque groupe d'âge étudié, les mesures portent au minimum sur glandes prothoraciques. Les données obtenues sont ensuite analysées atistiquement au calculateur électronique Olivetti " Programma 101 ".

1): Nous prions ici le Professeur NOVAK, V.J.A. et le Docteur SEHNAL, F. d'accepter nos remerciements pour cette substance qu'ils ont eu l'amabilité de nous procurer.

/ RESULTATS :

1) Localisation, morphologie, innervation des glandes prothoraciques:

a) Glande prothoracique larvaire : (Fig. 1)

LYONET (1762) fut le premier à observer et à décrire ces formations
us le nom de " vaisseaux grenus ", chez la chenille de Cossus cossus.
mme dans cette espèce, les glandes prothoraciques décrites par la suite
ez les Lépidoptères sont pour la plupart ramifiées ou même diffuses.
Hyalophora cecropia HERMAN et GILBERT, 1966; Antheraea pernyi, BEAULATON,
68 ; Cerura vinula, HINTON, 1968). A l'inverse, les glandes prothoraciques
Pieris brassicae sont de type massif, très favorable à une étude biométrique.
les forment deux rubans symétriques, minces, continus, jamais ramifiés mais
ésentent un élargissement de leur lobe postérieur. Leur transparence est
lle qu'on les distingue à peine en dissection sous liquide physiologique.
adjonction de quelques gouttes d'un liquide fixateur (Bouin par exemple)
nd alors possible leur observation. De grandes cellules, justaposées en
e seule couche, les constituent. Ces cellules s'allongent selon un axe
téro-postérieur, parallèlement à l'axe de la glande.

Appuyée contre la chambre stigmatique prothoracique par son extrémité
stérieure, la glande prothoracique s'étend le long d'une grosse trachée (A)
dirigeant vers la tête. A proximité, une seconde trachée (B) amorce plus
rsalement un trajet parallèle. Ces deux trachées nous serviront de repères
tous les stades du développement, jusque chez l'imago. Plus ou moins allongée
lon l'âge des chenilles, la glande prothoracique peut pénétrer par son
trémité antérieure dans la tête, se terminant alors à proximité de l'endroit
le canal salivaire s'insinue entre les muscles adducteurs des mandibules.

L'innervation de la glande prothoracique a été étudiée uniquement chez
s chenilles de stade 5, soit sur dissection fixée au Bouin, soit après
loration in vivo par le bleu de méthylène (technique utilisant le leucodérivé
bleu de méthylène décrite par STAY et GELPERIN, 1966). On constate une certa-
e variabilité dans le trajet des nerfs; cette variabilité reflète d'ailleurs
incertitude que l'on relève parfois chez les auteurs à propos de l'innervation
s glandes prothoraciques de différents Lépidoptères. Elle rend difficile
établissement d'un schéma absolu, mais nous retrouvons certaines constantes.
sont : - l'innervation de la région antérieure de la glande prothoracique
r une fine branche issue du nerf stigmatique prothoracique. Cette branche
anastomose avec des rameaux provenant tantôt du ganglion sous-oesophagien
ntôt du connectif reliant le ganglion sous-oesophagien au ganglion prothoraci-
e. - l'innervation de la partie postérieure de la glande prothoracique par

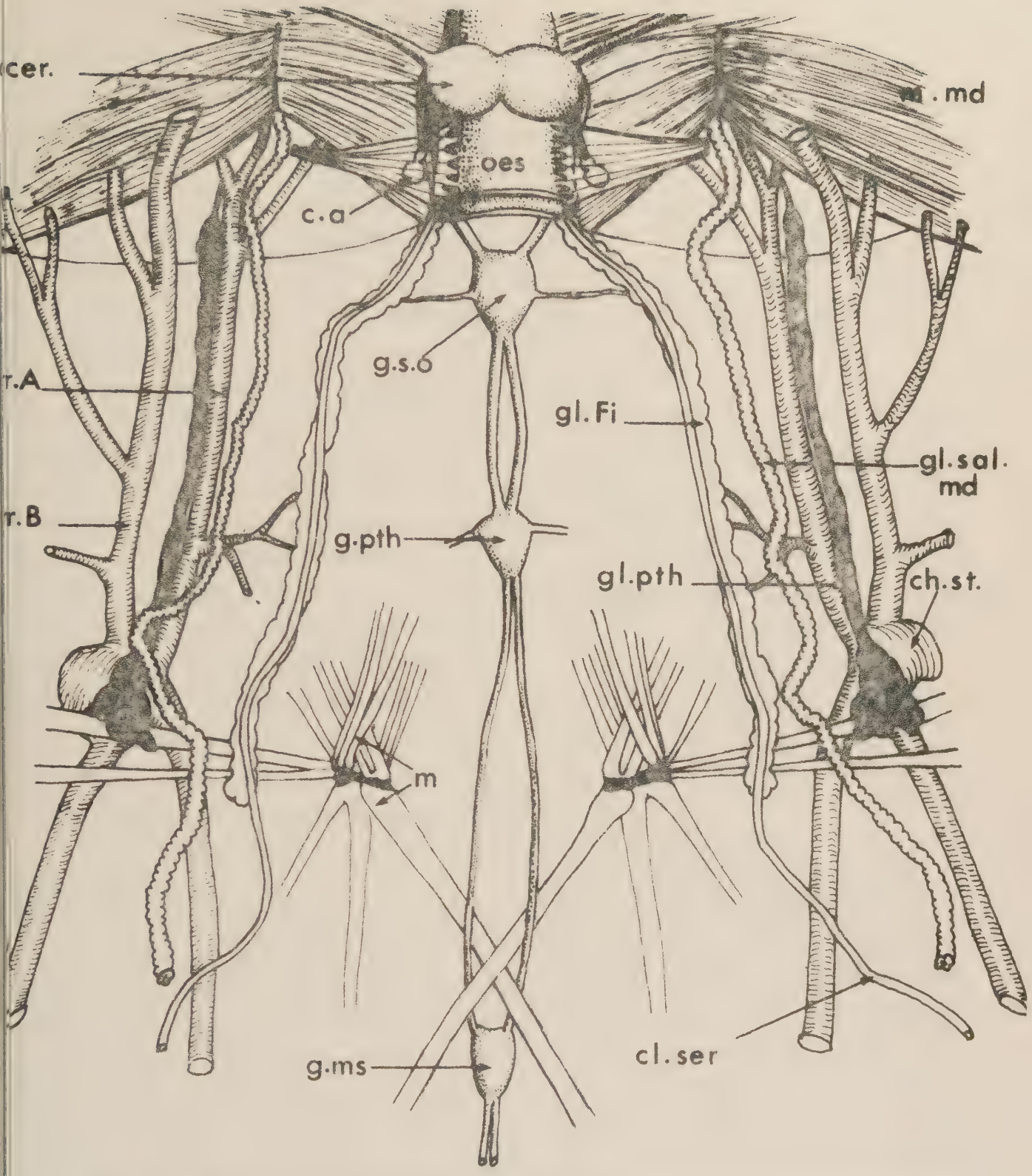


Fig. I : Glande prothoracique larvaire de Pieris brassicae (L 5 + 2 jours).
c.a= corpora allata, cer = cerveau, ch. st. = chambre stigmatique prothoracique, cl. ser = canal sericigène, m = muscles, oes = oesophage, tr. A. = trachée A, tr. B. = trachée B, gl. Fi = glande de Filippi, gl. pth. = glande prothoracique, gl. sal. md = glande salivaire, g. ms = ganglion mésothoracique, g. pth = ganglion prothoracique, g. s. o. = ganglion sous-oesophagien.

rameau du nerf latéral sympathique (issu du nerf médian prothoracique) ; rameau reçoit des fibres issues du connectif unissant les ganglions pro-mésothoraciques avant de pénétrer entre les cellules glandulaires du lobe stérieur.

C'est ce dernier trajet, seul, que décrit KAISER dans son étude de glande prothoracique de Pieris brassicae.

Nous n'avons pas suivi les éventuelles modifications de l'innervation s glandes prothoraciques de Pieris brassicae au cours du développement st-embryonnaire.

b) Glande prothoracique nymphale : (Fig. 2 et 3)

Just après la mue nymphale (Chrys. + 0), on retrouve sans difficulté glande prothoracique, malgré une diminution de taille assez spectaculaire, face aux troncs trachéens A et B déjà décrits chez la larve. Ces trachées, térales chez les chenilles et chez les chrysalides jeunes, se rapprochent ogressivement du plan médian, entraînant dans leur mouvement les glandes othoraciques; un déplacement relatif de la trachée A par rapport à la trachée amène la glande prothoracique en sandwich entre ces deux troncs trachéens, esque au niveau où ceux-ci pénètrent dans le foramen occipital du futur ago; ceci est d'autant plus marqué qu'on se rapproche de la mue imaginale.

Ce mouvement progressif est ici illustré par deux étapes (chrysalide 4 jours et chrysalide de 10 jours) dans les figures 2 et 3.

c) Glande prothoracique imaginale : (fig. 4)

Les glandes prothoraciques n'ont jamais été décrites chez l'adulte de eris brassicae. D'après KAISER, elles dégénèrent à la fin de la période mphale. Cette affirmation est reprise dans un travail de LAHARGUE (1951). est cependant possible de les retrouver chez l'imago. Le jour de l'émergence, glande est encore bien reconnaissable quoique déjà très modifiée. De très tite taille, elle semble étirée, composée de cellules presque disjointes. lle se trouve alors située dans le cou du papillon, de part et d'autre de aorte ; chez l'animal placé en extension pour la dissection, les glandes othoraciques sont visibles nettement en arrière du foramen occipital, mais avant d'un sclérite pronotal, la tégula (fig.4). La structure morphologique l'insecte sort très bouleversée de la métamorphose; les glandes prothoraci-es occupent alors une position en apparence très différente de celle occupée r les glandes larvaires. Nous constatons pourtant qu'elles restent ici core associées aux troncs trachéens prothoraco-céphaliques A et B, maintenant ès proches de l'axe médian. Elles sont également toujours situées au isinage immédiat des méandres du canal salivaire. Ces deux repères, troncs

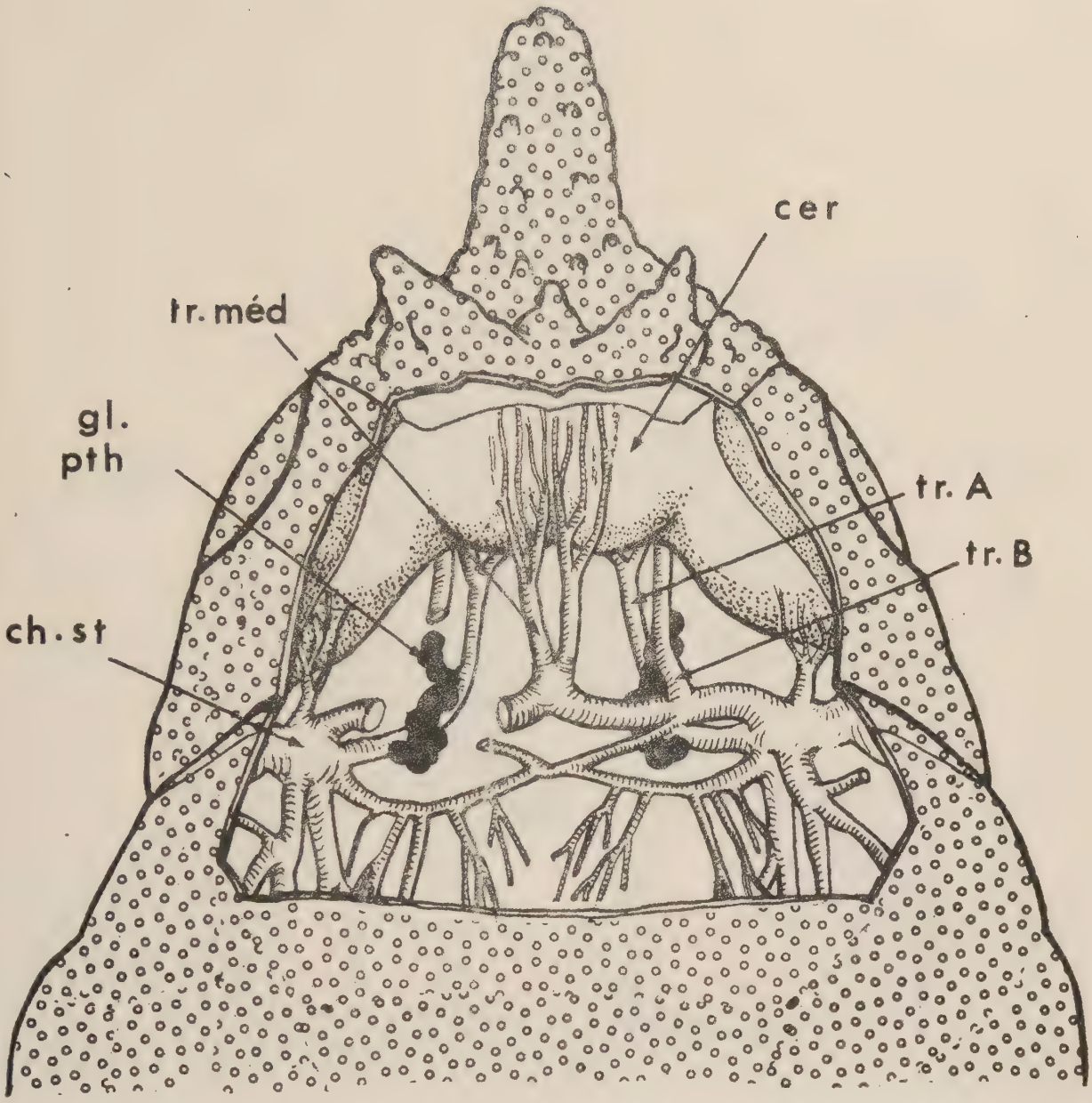


Fig. 2: Chrysalide âgée de 4 jours, tegument nymphal découpé (vue dorsale). Cer = cerveau, Ch. st. = chambre stigmatique prothoracique, gl. pth. = glande prothoracique, tr. A. = trachée A, tr. B= trachée B , tr. méd. = trachées médianes.

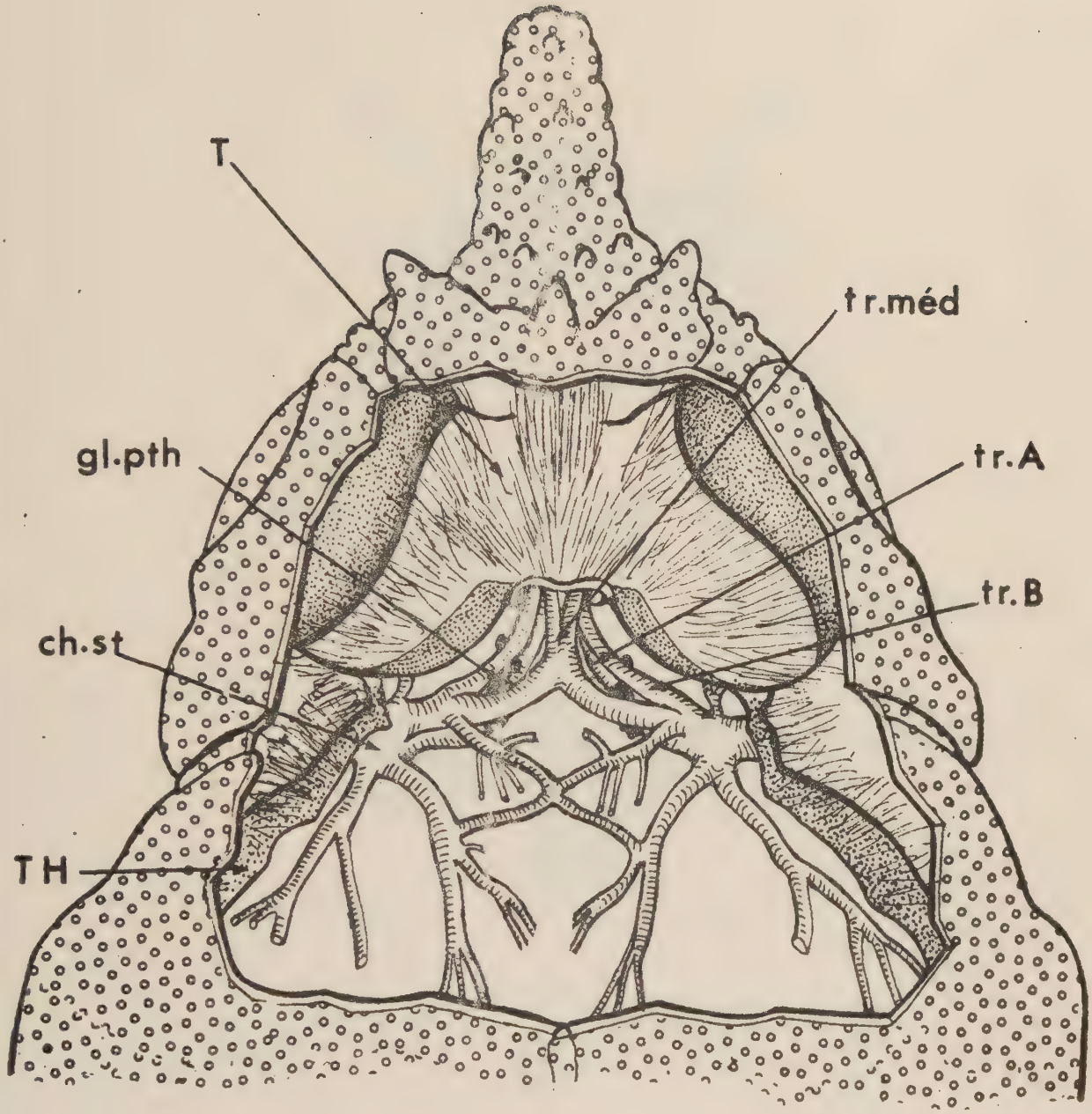


Fig. 3 : Chrysalide âgée de 10 jours, tégument nymphal et tégument imaginal découpés (vue dorsale). Ch. st. = chambre stigmatique prothoracique, gl. pth. = glande prothoracique, T. = tête imaginale, TH. = tégument thoracique imaginal, tr. A. = trachée A, tr. B. = trachée B, tr. méd. =trachées médianes.

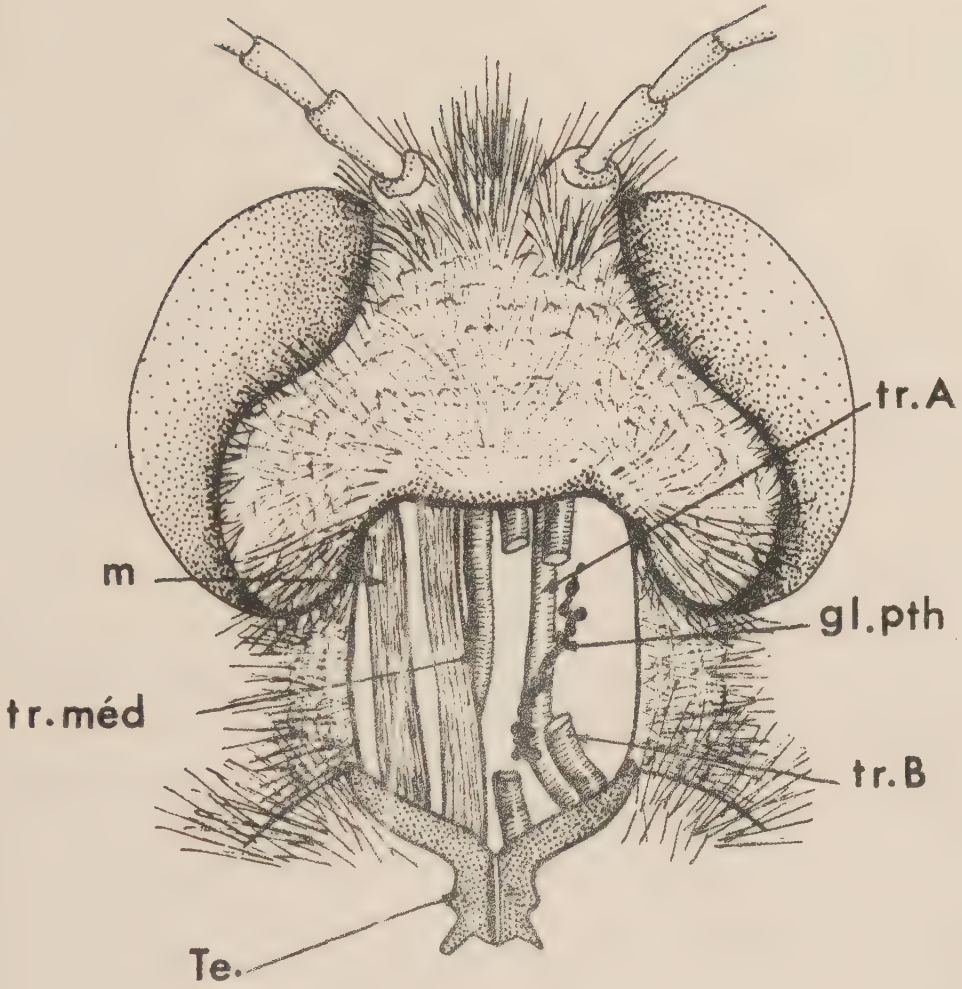


Fig. 4: imago à l'émergence, membrane intersegmentaire du cou enlevée (vue dorsale). gl. pth.= glande prothoracique, m. = muscles, Te. = tegula, tr. A. = trachée A, tr. B. = trachée B, tr. méd. = trachées médianes.

rachéens et canal salivaire, permettent de les retrouver à coup sûr, malgré eur taille de plus en plus réduite, dans les 48 heures qui suivent l'émergence.

2) Evolution des glandes prothoraciques au cours du développement post-embryonnaire : variations de taille.

Les résultats des pésées en valeur absolue sont exprimés dans tableau 1 et la figure 5.

On constate au cours de la première moitié de chaque stade larvaire e augmentation de taille de la glande prothoracique suivie d'une diminution rogressive, de moindre importance, précédant la mue. La croissance progresse un stade à l'autre et prend son importance maximum durant le 5ème et dernier ade larvaire. La glande, après avoir atteint un pic au cours du 4ème jour ce stade, régresse brutalement juste avant la mue nymphale.

Durant la nymphose, l'allure générale de la courbe montre une diminution obale de la taille des glandes, entrecoupée de faibles remontées temporaires. tte diminution globale, spectaculaire si on la compare au pic de la fin du me stade, n'atteint cependant jamais de valeurs inférieures à celles du me stade larvaire.

Enfin, chez l'adulte, la glande décroît rapidement au cours des deux emiers jours de la vie imaginale et disparaît vers le 3ème jour.

Il est très intéressant de comparer la courbe de la figure 5 à celle taux d'ecdysone au cours du développement post-embryonnaire du Diptère lliphora erythrocephala établie par SHAAYA et KARLSON (1965). On peut nstater une grande ressemblance dans l'allure générale des deux courbes, rticulièrement en ce qui concerne l'existence d'un pic très élevé précédant nymphose. SHAAYA et KARLSON signalent qu'ils ont observé le même pic du ux d'ecdysone au moment de la mue nymphale chez un Lépidoptère, Bombyx mori. s remontées temporaires observées au cours de la nymphose chez Pieris rrespondent probablement les périodes d'histogenèse, qui seraient moins scontinues chez Calliphora où l'on n'observe qu'une remontée du taux ecdysone, passés les premiers jours de l'empupement.

Enfin, il nous a paru important de chercher à établir des relations entre s relations de taille de la glande prothoracique et la croissance générale de animal. Nous avons choisi comme données la longueur du corps et le poids ais de l'animal. Pour chaque stade étudié, nous avons établi le coefficient rrélations entre la taille de la glande prothoracique et chacune de ces nnées. Ce coefficient montre une liaison assez étroite de la taille des andes prothoraciques avec ces deux variables. (Tab. 1).

TABLEAU 1 : Evolution de la glande prothoracique au cours du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae L. maintenu à 25° (stades 1 et 2 exclus). (Les valeurs des glandes prothoraciques sont exprimées en poids absolu de papier, en mg).

STADES ETUDIES	Durée moyenne du stade	Age dans le stade des glandes prothoraciques étudiées	N = nombre de cas	Valeur moyenne des glandes prothoraciques	Accroissement par rapport au jour précédent (en valeur absolue)	Accroissement par rapport au jour précédent (en pourcentage)	Coefficients de corrélation entre la taille des glandes prothoraciques et le poids de l'animal	Coefficients de corrélation entre la taille des glandes prothoraciques et la longueur de l'animal
Mue 2								
3ème stade larvaire	47 heures	3 + 0 h	10	17 ± 1,2				
		3 +12 h	10	18,9 ± 0,9				
		3 +24 h	10	33,4 ± 1	+ 16,4	+ 100 %	0,66	0,66
		3 +36 h	10	30,8 ± 2				
		3 +46 h	12	24,4 ± 2,5	- 9,4	- 28 %		
Mue 3								
4ème stade larvaire	55 heures	4 + 0 h	10	31,7 ± 2	+ 7,7	+ 32 %	0,66	0,76
		4 + 12 h	12	41,2 ± 2,4				
		4 + 24 h	10	69,4 ± 3,3	+ 37,7	+ 118 %		
		4 + 36 h	10	78,1 ± 5				
		4 + 48 h	10	49,4 ± 2,9	- 20	- 28,8 %		
Mue 4								
5ème stade larvaire	105 heures	5 + 0 h	10	68,5 ± 4,5	+ 19,1	+ 38,6 %	0,91	0,79
		5 + 12 h	10	73,8 ± 3,3				
		5 + 24 h	10	101,1 ± 5,2	+ 32,6	+ 47,5 %		
		5 + 36 h	10	91,4 ± 5,6				
		5 + 48 h	10	142,8 ± 9,4	+ 41,7	+ 41,2 %		
		5 + 60 h	12	173,4				
		5 + 72 h	11	159,2 ± 9,4	+ 16,4	+ 11,4 %		
		5 + 84 h	10	237,8 ± 8,3				
		5 +100 h		107,1 ± 6,3	- 52,1	- 32,7 %		
Mue nymphale								
Chrysalides	10 jours	Chrys. + 0 j	11	90,8 ± 2,1	- 16,3	- 15,2 %	0,62	-
		Chrys. + 1 j	11	70,2 ± 2,8	- 20,6	- 22,7 %		
		Chrys. + 2 j	10	70,6 ± 3,3	+ 0,4	0 %		
		Chrys. + 3 j	10	76,8 ± 8,9	+ 6,2	+ 8,7 %		
		Chrys. + 4 j	10	77,6 ± 3,3	+ 0,8	+ 1 %		
		Chrys. + 5 j	10	52,5 ± 5	- 25,1	- 32,3 %		
		Chrys. + 6 j	10	56,5 ± 2,5	+ 4	+ 7,6 %		
		Chrys. + 7 j	13	67 ± 4,6	+ 10,5	+ 18,5 %		
		Chrys. + 8 j	10	47,9 ± 5	- 19,1	- 28,5 %		
		Chrys. + 9 j	10	43,4 ± 2,8	- 4,5	- 9,4 %		
		Chrys. + 10 j	10	49,4 ± 3,1	+ 6	+ 13,8 %		
Mue imaginale								
Imagos	6 à 10 jours à jeun	ad. + 0 j	13	28	- 21,4	43,3 %	-	-
		ad. + 1 j	8	24	- 4	- 14,2 %		
		ad. + 2 j	3	-	-	-		

(Le signe "+0" signifie que l'animal a effectué sa mue depuis moins d'1 heure)

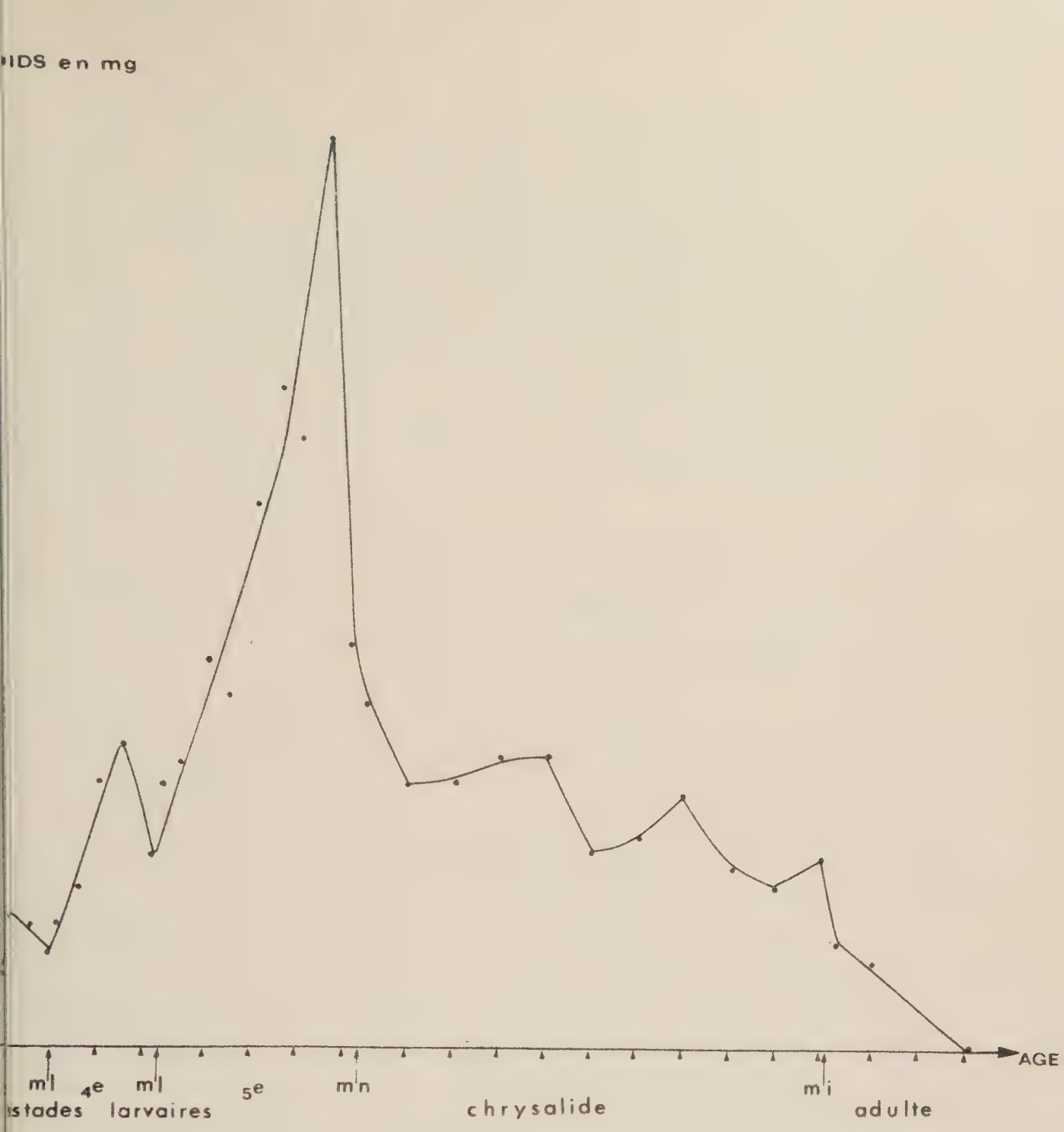


Fig. 5 - Variations de surface des glandes prothoraciques en fonction de l'âge chez Pieris brassicae L.

en abcisse : chronologie du développement post embryonnaire (à partir de la 2ème mue larvaire).

en ordonnée : poids absolu de papier, en mg, exprimant la surface de la glande prothoracique.

m l : mue larvaire m n : mue nymphale m i : mue imaginale

Chaque mue est marquée par une flèche.

Le signe ▲ correspond à des périodes de 24 heures comptées à partir de la mue précédente.

ns une note précédente, l'un de nous (SRIHARI,1972) exprime les variations latives de l'acroissement du poids frais en pourcentage de la mesure précéite. Nous adoptons le même mode de calcul pour figurer les variations latives de l'acroissement des glandes prothoraciques (tableau 1 et fig.6). eroissance relative de la glande et celle du poids de l'animal varient de on analogue. On constate cependant certaines différences : la diminution la taille de la glandeau moment d'une mue est relativement plus importante celle du poids frais. Chez les chrysalides, alors que la diminution du ds frais s'effectue de façon régulière, on peut observer des fluctuations la taille des glandes prothoraciques, marquées pr des alternances d'accroiement et de diminution relatifs.

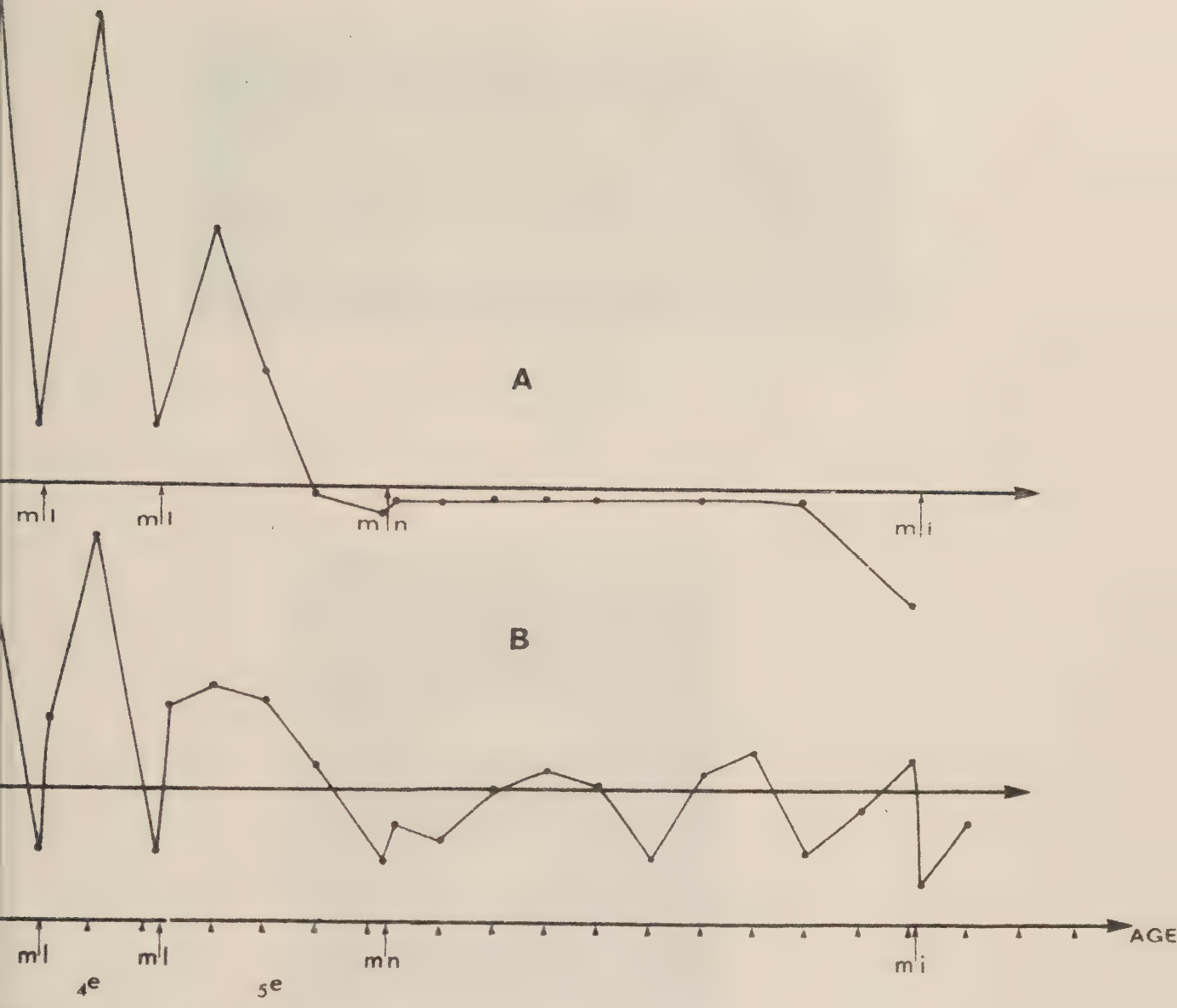
De la comparaison des deux courbes de la figure 6, on peut également nclure que la très forte croissance absolue des glandes prothoraciques à fin du 5ème stade larvaire ne correspondrait pas à une augmentation lative et qu'elle serait à peu près proportionnelle au poids frais de nimal. Le coefficient de corrélation entre ces deux variables, très élevé r le stade 5, confirme cette conclusion (Tab.1).

3) Modifications dûes à l'action d'une substance mimétique de l'hormone juvénile.

L'application d'un µl de substance mimétique de l'hormone juvénile à 1 p.100 sur des larves de Pieris brassicae venant d'effectuer leur 4ème et nière mue larvaire prolonge la vie et la croissance larvaires. On obtient si des larves ayant dépassé de 24 à 48 heures l'âge normal de la mue phale. Ces larves de 5ème stade atteignent une taille supérieure à la taille timum normalement obtenue tout en conservant leur aspect larvaire (Tab.2 et ;. 7A). Certaines d'entre elles représentent cependant des intermédiaires re larves et nymphes et meurent sans effectuer de mue; d'autre muent avec retard de 24 à 48 heures, donnant des chrysalides de grande taille (fig.7B). s nous sommes attachés à suivre de préférence l'évolution des glandes thoraciques chez des animaux de ce type.

Les glandes prothoraciques des animaux traités sont examinées et sinées de 24 heures en 24 heures dès le lendemain du traitement. Les résuls des pesées sont exprimés en valeurs absolues dans le tableau 3. Les vals observées chez les animaux non traités de même âge sont répétés dans ce leau afin de faciliter la comparaison.

Quarante huit heures après le traitement, la longueur des chenilles itées est supérieure à la moyenne observée normalement. A partir du 3ème r qui suit le traitement, la longueur des chenilles traitées dépasse

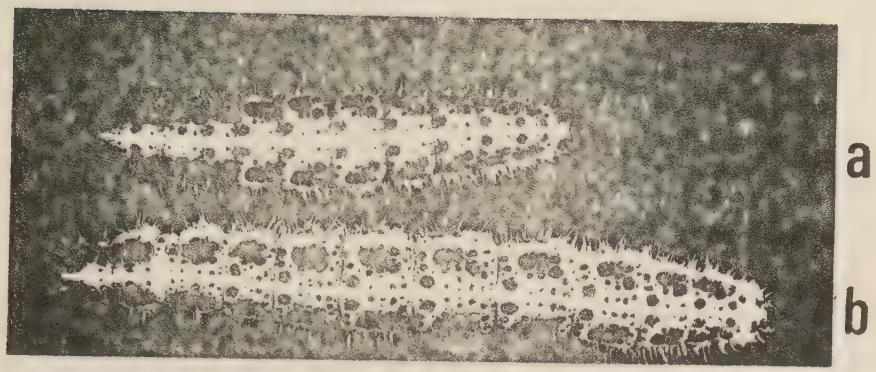


: A - variations relatives de l'accroissement du poids frais total chez Pieris brassicae L. au cours du développement post-embryonnaire. Chaque point représente l'accroissement de poids frais exprimé en pourcentage de la mesure précédente.

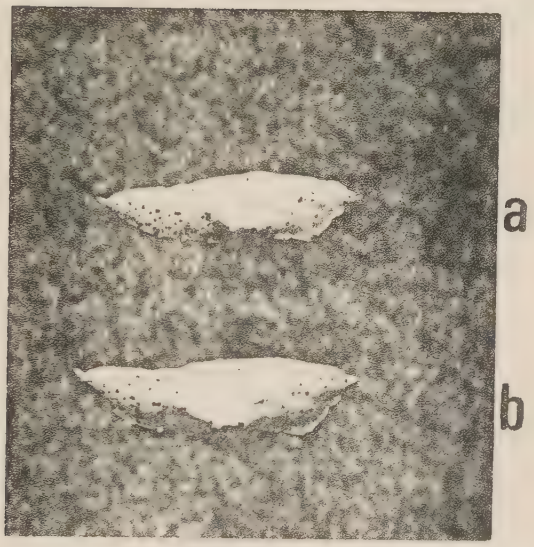
B - variations relatives de l'accroissement de surface des glandes prothoraciques chez Pieris brassicae L. au cours du développement post-embryonnaire. Chaque point représente l'accroissement quotidien de la glande (exprimé en poids de papier) transformé en pourcentage de la mesure précédente ; voir tableau 1.)

ml : mue larvaire mn : mue nymphale mi : mue imaginale

le signe ▲ correspond à des périodes de 24 heures comptées à partir de la mue précédente.



A



B

Fig. 7 - A:

a: Chenille normale de Pieris brassicae (L 5 + 4 jours).

b: Chenille de Pieris brassicae (L 5 + 4 jours).
Taille obtenue après traitement par une substance mimétique de l'hormone juvénile effectué au début du 5è stade larvaire.

B:

a: chrysalide normale de Pieris brassicae.

b: chrysalide de Pieris brassicae obtenue après traitement par une substance mimétique de l'hormone juvénile effectué au début du 5è stade larvaire.

rtement la longueur maximum obtenue chez les larves non traitées. Corrélative-
nt dès ce jour-là les glandes prothoraciques des animaux traités dépassent
taille celles des animaux normaux. Cette différence se maintient jusqu'à
ez la chrysalide âgée.

D I S C U S S I O N .

L'étude des variations de surface de la glande prothoracique au cours développement post-embryonnaire de Pieris brassicae suggère que la taille ces organes peut représenter un bon critère d'appréciation de leur activité; effet, leur surface s'accroît fortement avant chaque mue, puis subit e chute brusque. Ceci se traduit par une courbe en "montagnes russes" dont s pics correspondent bien aux pics d'activité que l'on peut attendre en se férant aux données classiques. L'analogie notamment constatée entre la courbe s variations de surface de la glande prothoracique de Pieris brassicae et courbe des variations du taux d'ecdysone chez Calliphora erythrocephala, ablie par SHAAYA et KARLSON (1965), nous confirment dans l'idée que les andes prothoraciques sont, sinon la source même de l'ecdysone, du moins roitement liées à sa production.

Si l'on admet comme critères de l'activité des glandes prothoraciques urs variations de taille, l'établissement de corrélations assez étroites tre ces variations et celles du poids de l'animal chez Pieris brassicae ntre bien les liaisons existant entre l'activité des glandes prothoraciques les phénomènes de croissance chez cet insecte.

L'utilisation d'une substance mimétique de l'hormone juvénile et établissement de données biométriques en fonction d'une chronologie précise mplètent les données des auteurs concernant la stimulation des glandes othoraciques. Nos observations montrent qu'à certaines doses d'un analogue l'hormone juvénile peut maintenir les glandes prothoraciques et stimuler ur croissance, sans l'intervention de mues surnuméraires. Cette croissance accompagne d'une stimulation de la croissance générale de l'animal; coefficient de corrélation entre les deux phénomènes est un peu plus faible e chez les animaux non traités. Il est très probable, comme le laissent nser les travaux des auteurs, que les analogues exercent un effet direct sur glande prothoracique; ils peuvent également affecter un système endocrine othoracotrope; il n'est enfin pas impossible non plus que la prolongation croissance des glandes prothoraciques observée chez Pieris brassicae après raitement soit un effet indirect résultant du maintien par la substance uvénilisante des conditions de vie larvaires, notamment de l'alimentation. présent travail ne nous apporte aucun élément en faveur de l'une plutôt ue de l'autre de ces hypothèses.

Nous devons maintenant envisager quels sont les rapports entre évolution de la glande prothoracique et celle du système musculaire. On it qu'à la fin de la vie larvaire des Insectes, la diminution du taux hormone juvénile et l'augmentation du taux d'ecdysone déterminent la mort de rtains tissus larvaires. A ce moment-là, la plupart des muscles larvaires trent dans une phase préparatoire à la dégénerescence. Celle-ci s'effectuera cours des deux premiers jours de la vie nymphale chez Pieris brassicae. pendant, certains muscles larvaires- dont les muscles intersegmentaires de abdomen, qui serviront au moment de l'émergence de l'adulte- persistent ndant toute la durée de la métamorphose. Leur taille se réduit fortement cours du premier jour qui suit l'émergence du papillon. Ils ne dégénèrent mplètement qu'après le second jour de vie imaginale (SRIHARI,1972) ; nous s appellerons ici "muscles provisoirement persistants".

On peut établir un parallèle entre l'évolution de ce type de muscles celle de la glande prothoracique qui se maintient chez la chrysalide squ'à la mue imaginale et régresse brutalement dans les heures qui suivent émergence pour disparaître au cours des deux jours suivants. L'hormone vénile joue très probablement un rôle dans le maintien de ces deux types organes. En effet, l'apport d'une certaine quantité de substance mimétique l'hormone juvénile avant la fin de la vie larvaire, tout en prolongeant lle-ci, assure le maintien simultané de la glande prothoracique, comme nous avons montré dans ce travail, et des muscles provisoirement persistants, mme l'a montré l'un de nous (SRIHARI, 1972). On peut supposer que l'absence, la présence à un taux très faible de l'hormone juvérile lors de la mue mphale déterminerait la dégénérescence ultérieure de ces deux types d'organes. tte baisse du taux d'hormone juvénile ne serait cependant qu'un premier gnal, nécessaire, mais non suffisant, si l'on se rapporte aux expériences ites par WIGGLESWORTH en 1955: en ce qui concerne la disparition de la glande horacique de Rhodnius prolixus, WIGGLESWORTH établit le schéma suivant: cessité d'une première étape ou "métamorphose", correspondant à une mue ffectuée en l'absence d'hormone juvénile, puis intervention ultérieure d'un timulus hormonal au moment de la mue imaginale qui induit une tendance réversible à la dégénérescence."

Nous devons enfin tenter d'établir les relations pouvant exister entre lieu hormonal et développement ovarien au cours du développement. Le rôle de hormone juvénile des corpora allata dans le contrôle de la vitéllogenèse est intenant bien établi chez la plupart des Insectes. Celui de l'ecdysone reste

pre peu connu. Cependant il semble que, chez certains insectes, les glandes retrices de l'hormone de croissance et de mue jouent un rôle dans le eloppement ovarien. Chez le phasme Carausius morosus, PFLUGFELDER (1969) state que le développement normal des ovocytes nécessite la disparition alable des glandes ventrales. Chez différentes espèces de Blattes, on a tré une très longue survie des glandes prothoraciques après la mue imaginale. CONI-BERNARDINI (1966) observe un retour d'activité de ces glandes chez femelles adultes de Leucophaea maderae après une période d'involution peu ssée. Cet auteur évoque la possibilité d'un rôle des glandes prothoraciques s le développement ovarien. Cette idée paraît intéressante dans le cas des ttes, insectes à vie imaginale longue accompagnée d'un rythme reproducteur lique extrêmement marqué: on peut imaginer dans ce cas une alternance de ses à hormone juvénile ou à ecdysone prépondérante. Chez des adultes de ista migratoria migratorioides à glandes ventrales pérennes, CASSIER et -MAUREL (1970) observent un synchronisme du cycle de ces glandes, des es ovariens successifs et des cycles de l'activité gonadotrope des corpora lta. LAVERDURE enfin (1970) a pu préciser l'action de l'ecdysone sur développement ovarien de Tenebrio molitor : l'ecdysone en l'absence rmone juvénile assure à la fois la différenciation des ébauches et la croi- ce initiale des ovocytes chez cet insecte. La réalisation de la vitellogenè- xige ensuite une inversion de la balance hormonale: disparition de l'ecdy- et présence d'hormone juvénile.

Chez Pieris brassicae, les ébauches ovariennes sont encore extrêmement tes au 5ème stade larvaire. La croissance des ovarioles et la différencia- des follicules s'effectuent au cours du stade nymphal. Dès l'émergence 'adulte, tous les follicules ovariens se trouvent en place. La vitellogenèse te peu après la mue imaginale, à condition que les corpora allata soient ents. La reprise d'activité des corpora allata se fait de façon très oce: au délà d'une période critique située environ 24 heures après la mue inale, l'allatectomie n'empêche plus la réalisation d'une vitellogenèse ou moins poussée (KARLINSKY, 1963, 1967, 1971).

Les recherches effectuées ici ne nous permettent aucune conclusion quant ôle joué par les glandes prothoraciques dans l'évolution de l'ovaire de is brassicae. Mais nous pouvons constater certaines coincidences qui ésentent autant d'hypothèses de travail:

une part, la croissance et la différenciation des ovarioles s'effectuent ilieu nymphal, c'est-à-dire en présence d'ecdysone et en l'absence d'hormone nile, milieu qualifié par LAVERDURE de "particulièrement favorable à la érenciation ovarienne".

'autre part, la mue imaginale achevée, la dégénerescence de la glande thoracique s'accomplit au moment où se produisent la reprise d'activité corpora allata et le démarrage sous leur contrôle de la vitellogenèse. lle-ci s'accomplit donc en présence d'hormone juvénile seule. Il serait téressant de vérifier expérimentalement l'hypothèse d'une inhibition de vitellogenèse par action antagoniste de l'ecdysone, complémentaire de action inhibitrice de l'hormone juvénile agissant en milieu nymphal, action se en évidence in vitro par LAVERDURE sur l'ovaire nymphal de Tenebrio litor et par PATEL et MADHAVAN sur l'ovaire jeune de Bombyx mori (1969).

B I B L I O G R A P H I E..

AULATON, J. (1968) - Etude des glandes prothoraciques de Vers à soie: ultrastructure et cytochimie. Thèse de Doctorat d'Etat de Sciences Naturelles, Clermont-Ferrand.

SSIER, P. et FAIN-MAUREL, M.A. (1970) - L'évolution post-imaginale des glandes ventrales chez Locusta migratoria. J. Insect physiol. 16, pp. 301-318.

KUDA, S. (1944) - The hormonal mechanism of larval molting and metamorphosis in the silkworm. J. Fac. Sci. Tokyo Univ. 6 (4), pp. 477 - 537.

LBERT, L.I. and SCHNEIDERMAN, H.A. (1959) - Prothoracic gland stimulation by juvenile hormone extracts of insects. Nature, 184, pp. 171 - 173.

RMAN, H.S. and GILBERT, L.I. (1966) - The neuro-endocrine system of Hyalophora cecropia. I. The anatomy and histology of the ecdysial glands. Gen. and Compar. Endocrinol. 7, pp. 275 - 291.

NTZE, C. (1968)- Histologische Untersuchungen über die Aktivität der inkretorischen Organe von Cerura virula (Lep.) während der Verpuppung. Wilhelm Roux'Arch. Entw. mech. Org. 160 (3), pp. 313 - 343.

ISER, P. (1949) - Histologische Untersuchungen über die Corpora allata und prothoraxdrüsen der Lepidopteren im bezug auf ihre Funktion. Wilhelm Roux' Arch. Entw. Mech. Org. 144, pp. 99 - 131.

RLINSKY, A. (1963) - Effets de l'ablation des corpora allata imaginaux sur le développement ovarien de Pieris brassicae L. C. R. Acad. Sc., 256, pp. 4101 - 4103.

RLINSKY, A. (1967) - Reprise de la vitellogenèse après implantation de corpora allata chez Pieris brassicae L. C. R. Acad. Sc., 264, pp. 1735 - 1738.

RLINSKY, A. (1971) - Mode d'action de l'hormone juvénile sur l'ovaire de Pieris brassicae L. Proc. XIII Intern. Congr. of Entom. 1968, Moscou; Vol. 1, pp. 393 - 395.

SHNAKUMARAN, A. and SCHNEIDERMAN, H.A. (1965) - Prothoracotrophic activity of compounds that mimic juvenile hormone. J. Insect Physiol. 11, pp. 1517 - 1532.

ARGUE, J. (1951) - La glande prothoracique de Toyama chez quelques Lépidoptères. Sa persistance chez les nymphes de la Piéride du chou en hivernage prolongé. P. V. Soc. Linnéenne de Bordeaux. 95, pp. 22 - 27.

ERDURE, A.M. (1970) - L'évolution de l'ovaire chez la nymphe et l'adulte de Tenebrio molitor (Coléoptère). La vitellogenèse. Thèse de Doctorat d'Etat présentée à la Faculté des Sciences d'Orsay, Université de Paris.

NET, P. (1762) - Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule. A la HAYE, pp. 1 - 616.

CONI-BERNARDINI,P. (1966) - Différents aspects de la dégénerescence de la glande prothoracique chez Leucophaea maderae et Pycnoscelus surinamensis. Ann. Endocrinol. 27, pp. 367 - 369.

EL, N. and MADHAVAN, K. (1969) - Effects of hormones on RNA and protein synthesis in the imaginal wing discs of the Ricini silkworm. J. Insect physiol. 15, pp. 2141 - 2150.

JGFELDER, O. (1947) - Ueber die Ventraldrüsen und einige andere inkretorische Organe des Insektenkopfes. Biol. Zbl. 66, pp. 211 - 235.

JGFELDER, O. (1969) - Wirkungen implantierter überzähliger corpora allata auf die Oocyten-Entwicklung von Carausius morosus. Wilhelm Roux' Arch. Entw. Mech. Organ. 164 (2) , pp. 182 - 198.

AYA, E. und KARLSON, P. (1965) - Der Ecdysontiter während der Insektentwicklung. 11- Die postembryonale Entwicklung der Schmeissfliege Calliphora erythrocephala Meig. J. Insect physiol. 11, pp. 65 - 70.

IARI, T. (1970) - Etude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de Pieris brassicae L. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 6 (4), pp. 1003 - 1014.

IARI, T. (1972) - Observations sur le poids et la taille au cours de la croissance et de la métamorphose de Pieris brassicae L. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 8 (2), pp. 359 - 376.

IARI, T. (1972) - Anatomie des systèmes musculaire et nerveux et leur évolution au cours du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae L. Bull. Soc. Zool. Fr. 97 (1), pp.

IARI, T. (1972) - Effects of insect hormones on the growth and degeneration of muscles in Pieris brassicae L. (sous presse).

Y, B. and GELPERIN,A. (1966) - The physiological basis of ovipositional behaviour in the false ovoviviparous cockroach Pycnoscelus surinamensis L. J. Insect physiol. 12, pp. 1217 - 1226.

GLESWORTH, V.B. (1955) - ' The breakdown of the prothoracic gland in the adult insect, Rhodnius prolixus.' J. exp. Biol. 32, pp. 485 - 491.

LLIAMS, C.M. (1948) - Physiology of Insect diapause. III. The prothoracic gland in the cecropia silkworm, with special reference to their significance in embryonic and post-embryonic development. Biol. Bull. Wood's Hole. 94, pp. 60 - 65.

Extrait du Bulletin de la Société Zoologique de France.
Tome 97, n° 2, 1972, p. 133.

Printed in France.

NATOMIE DES SYSTÈMES MUSCULAIRE ET NERVEUX ET LEUR ÉVOLUTION U COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DE *PIERIS BRASSICAE* (LEP. PIERIDAE),

PAR

Thota SRIHARI.

La chenille de *Pieris brassicae* L. présente des systèmes musculaire et nerveux très compliqués. La plupart des muscles larvaires dégénèrent au cours des trois premiers jours de la vie de la chrysalide et à leur place la formation de nouveaux muscles de l'adulte s'effectue. Certains muscles intersegmentaires de l'abdomen (dorsaux, ventraux et latéraux) survivent pendant toute la métamorphose et puis dégénèrent au cours des deux premiers jours de la vie de l'adulte, mais les remaniements de ces muscles ont été observés même jusqu'au 6e jour de la vie de l'adulte.

L'évolution du système nerveux aboutit à la formation du centre ganglionnaire du thorax le 2e jour de la vie de la chrysalide par la fusion des ganglions thoraciques et du premier ganglion abdominal. Le dernier centre ganglionnaire de l'abdomen se forme le 6e jour par la fusion des trois derniers ganglions de l'abdomen.

Les expériences de ligature nous ont indiqué que la dégénérescence des muscles larvaires qui ont persisté jusqu'à l'adulte s'effectue sans l'influence des principales glandes endocriniennes, mais le milieu hormonal est nécessaire à la réalisation de la métamorphose des muscles larvaires.

The anatomy of muscular and nervous systems and their evolution during the post-embryonic development of *Pieris brassicae* (Lep ; Pieridae).

This paper presents a complicated system of the larval musculature and the nervous system of *Pieris brassicae* L. Most of the larval muscles degenerate during the first three days of pupa and in their place formation of many new muscles required for the imaginal life takes place. Some of the intersegmentally arranged dorsal, ventral and lateral muscles of the abdomen survive during the whole metamorphosis and then degenerate during the first two days of imaginal life but the remnants of these muscles have been observed even up to six days.

The evolution of nervous system results in the thoracic ganglionic center on the 2nd day of the pupa formed by the fusion of three thoracic and the first abdominal ganglia. The formation of the last abdominal ganglionic centre takes place on the 6th day of pupa by the fusion of three last abdominal ganglia.

rciements. — Je remercie M. le Professeur Possompes pour ses encouts, ses directives et M. le Professeur Auber pour ses critiques. Je remerement Mme Auber, Mme Karlinsky pour leurs conseils et Mme Montmory n aide dans l'exécution des dessins.

The ligature experiments showed that the degeneration of the larval muscles which continued to the adult stage was not influenced by major endocrine glands, though the changing hormonal medium was necessary for the larval muscles to advance in metamorphosis.

Depuis les travaux classiques de Lyonet (1762) sur *Cossus cos* on sait qu'une chenille présente un système musculaire compli composé de très nombreux muscles : 1.647 muscles chez la che de *Cossus cossus*. Il apparaît intéressant de savoir comment év ce système au cours des différents stades du développement.

Snodgrass (1954) constate que la musculature des insectes adu est fondamentalement la même chez tous les insectes depuis Ephéméroptères jusqu'aux Diptères, à l'exception de la muscula thoracique qui est spécialisée chez les Odonates et simplifiée les Blattides, les Mantides et les Isoptères. Ainsi la musculature insecte adulte holométabole n'est pas plus spécialisée que celle insecte adulte ailé, hémimétabole. Au cours de l'évolution larv la musculature augmente en complexité mais ceci est sans rela avec la musculature de l'adulte qui est adaptée à un autre typ locomotion.

Chez les Insectes holométaboles (Lépidoptères, Hyménoptère Diptères) où la larve diffère beaucoup de l'adulte, la muscula subit de profonds remaniements au cours de la nymphose. D'a part Wigglesworth (1956) montre que chez un hémiptère (*R nius prolixus* Stål) les muscles intersegmentaires de l'abdomen, sont bien développés au moment de la mue, subissent une involu après chaque exuviation. En 3 ou 4 jours, les fibres muscula disparaissent complètement. La redifférentiation musculaire s'e tue en deux ou trois jours après un repas de sang. Il semble qu développement de ces muscles aide la larve à sortir de son anci cuticule.

Chez un coléoptère, Breed (1903) montre que la plupart des m cles larvaires persistent chez l'adulte sans subir de changem notables. Par contre, chez l'Abeille, Daly (1964) constate qu'au muscle larvaire ne persiste chez l'adulte sans de profonds rema ments. Chez les Diptères, la plupart des muscles dégénèrent ch pupe et ceux qui persistent pendant la métamorphose dégén chez l'adulte juste après l'éclosion. (Cottrell, 1962 ; Cross 1965 ; Pérez, 1910). Chez des Lépidoptères (Hufnagel, 1918 ; wana, 1936 ; Finlayson, 1956 ; Lockshin et Williams, 1964, 19 la plupart des muscles larvaires dégénèrent chez la chrysalide quelques muscles larvaires, des muscles intersegmentaires de domen, persistent pendant toute la métamorphose et dégén seulement après la mue imaginale. Chez les Saturnides, selon Lo hin et Williams, les muscles intersegmentaires de l'abdomen nèrent pendant les deux premiers jours de la vie de l'adulte. dégénérescence s'effectue sous l'action d'enzymes associés à des

D'après ces auteurs, ce phénomène ne serait pas lié aux con- s hormonales mais à l'arrêt des stimulations nerveuses de ces es.

s l'ensemble, on s'aperçoit que chez les Lépidoptères au moins, travaux anatomiques ont été effectués sur la musculature en n avec la dégénérescence. Dans la présente note, nous rappor- s résultats des observations que nous avons effectuées sur la lature et le système nerveux de *Pieris brassicae* L. au cours roissance et de la métamorphose.

Matériel et méthodes.

animaux (*Pieris brassicae*) ont été élevés à la température de 2°C avec humidité de 75 ± 15 % et une photopériode de ires par jour. Les chenilles ont été nourries avec du « chou- er » selon la technique habituelle (Srihari, 1970).

r étudier l'anatomie générale des systèmes musculaire et ner- e la chenille de *Pieris brassicae*, nous avons choisi des larves ade âgées de deux jours, en raison de leur grande taille, ce qui t d'observer plus aisément les différentes bandes musculaires nerfs. Les chenilles, anesthésiées à l'éther, sont fixées par des s dans une cuve à dissection, incisées longitudinalement sui- ligne médio-dorsale, puis étalées en fixant les bords du tégu- vec des épingles. L'intestin est retiré, puis l'animal est recou- ec du liquide de Bouin qui rend les muscles et nerfs beaucoup observables que sur le frais. Après l'élimination des corps gras nt les diverses bandes musculaires et nerfs, le dessin est effec- a chambre claire. Le même procédé a été employé pour des lides et des adultes.

es les observations anatomiques chez les adultes ont été effec- ur des adultes non nourris et élevés en étuve, dans des boîtes ues transparentes.

s la partie expérimentale, nous avons surtout utilisé les tech- qui ont été originalement développées par Williams et pré- par Schneiderman et son école (1967).

s avons suivi l'évolution de la structure de certaines bandes laires prélevées à différents stades de la métamorphose ; ces s ont été fixés au liquide de Bouin et étudiés sur coupes longi- les à 5 µ, après coloration par l'hématoxyline-éosine.

- Anatomie du système musculaire chez la chenille du e. — Chez la chenille de *Cossus cossus*, Lyonet (1762) donne sification suivante : Il appelle « muscles dorsaux » ceux dont ertions se situent entre la ligne médio-dorsale et les lignes es. Ceux qui se trouvent ventralement, insérés entre une ligne ventrale et les lignes latérales sont appelés « muscles gastri- Enfin, ceux qui se trouvent sur la ligne latérale avec leurs

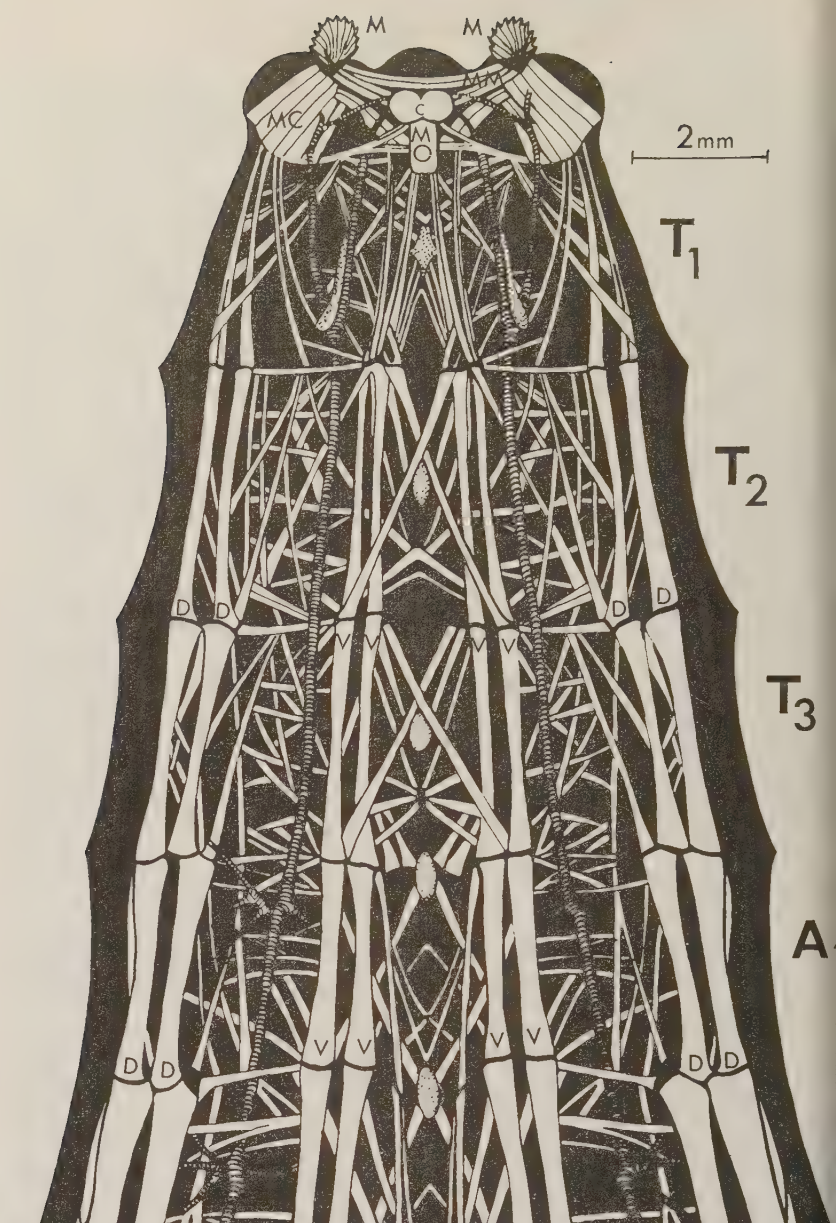


Fig. 1a. — Anatomie du système musculaire de *Pieris brassicae* L.
Partie antérieure de la chenille du 5e stade âgée de 2 jours.

M = mandibule, MM = muscles mandibulaires, MC = muscles céphali
C = Cerveau, MO = muscles suspensaires de l'œsophage, D = muscles dor
V = muscles ventraux, « Muscles latéraux » se trouvent entre « D » et
« Muscles centraux » se trouvent entre deux séries de « V ». Emplacemen
ganglions sans leurs nerfs et chaîne ventrale sont représentés schématique
T_1 = prothorax, T_2 = Mésothorax, T_3 = Métathorax, A_1 = Premier segment
minal, A_2 = 2e segment abdominal.

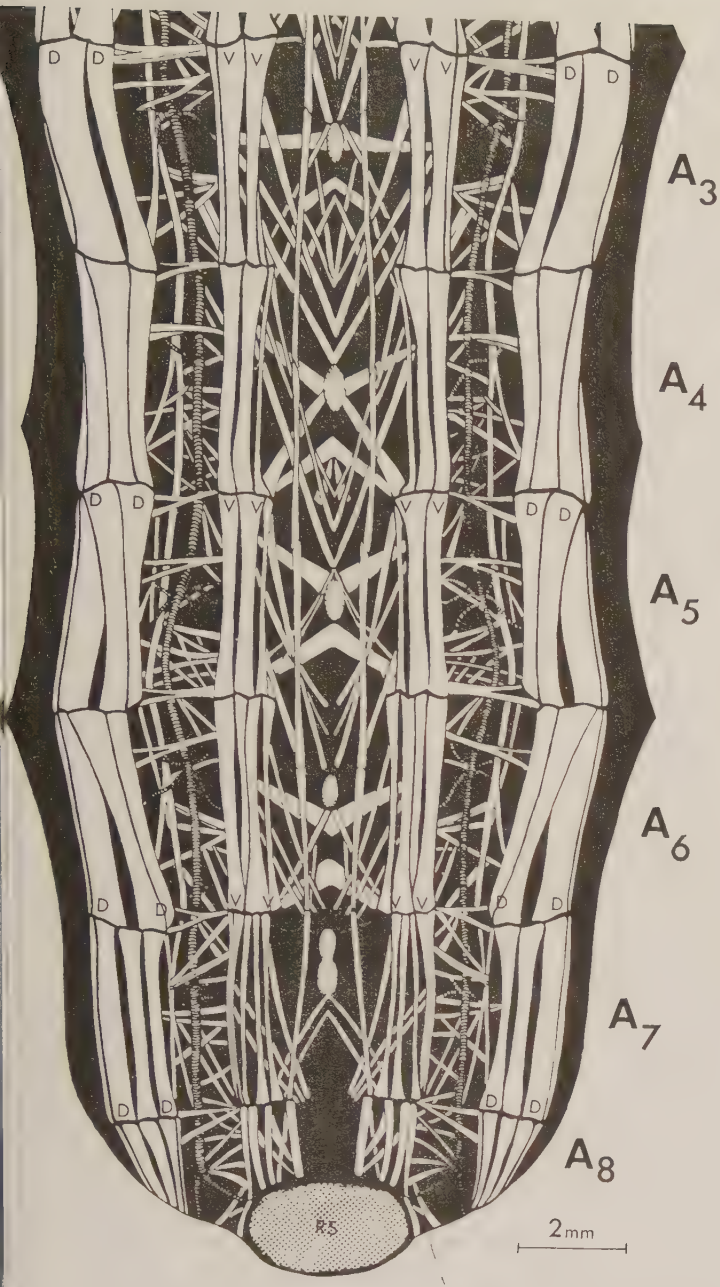


Fig. 1 b. — Anatomie du système musculaire de *Pieris brassicae* L. Partie postérieure de la chenille du 5e stade âgée de 2 jours. A_{3-8} = segments abdominaux 3 à 8 ; RS = Rectum sectionné. Pour les légendes voir Figure 1 (a).

insertions de part et d'autre de cette ligne, sont les « muscles l raux », sans qu'il soit tenu compte de leurs points d'attache. Sn grass (1931) propose une classification des principaux muscles Insectes en dorsaux, ventraux, latéraux, transversaux et muscles stigmates. Finlayson (1956) classe les muscles des insectes se l'époque de leur dégénérescence.

Dans le présent travail (Fig. Ia et Ib), nous distinguerons se ment les muscles dorsaux (D) et les muscles ventraux (V) qui s presque tous longitudinaux et intersegmentaires. Dans les segme thoraciques et particulièrement dans le prothorax, du fait de la c plexité du système musculaire, il est préférable de les nommer se leur insertion postérieure. Les muscles qui se trouvent à côté tronc trachéen, entre les muscles dorsaux et ventraux, sont « latéraux ». Ces derniers peuvent être subdivisés en transversau longitudinaux selon leurs positions dans le segment. Les muscles se trouvent à côté de la chaîne ventrale, entre les 2 séries de mus ventraux, sont dits « centraux » et peuvent également être subdivi en transversaux et longitudinaux. Nous avons donc essentiellem adopté la nomenclature de Lyonet (1762) et de Snodgrass (19 avec quelques modifications pour les muscles latéraux et ceux sont situés entre les muscles ventraux (muscles centraux).

II. — Anatomie du système nerveux chez la chenille 5e stade. — En ce qui concerne la nomenclature des ganglions veux et des nerfs, j'ai adopté celle de Zawarzin (1924a) et Sn grass (1935). Les divers travaux dans ce domaine ont été analy par Schmitt (1962) ainsi que par Bullock et Horridge (1965).

Le système nerveux central des chenilles de *Pieris brassicae* (Fig. IIa et IIb) comprend le cerveau, le ganglion sous-œsophag trois ganglions thoraciques et huit ganglions abdominaux dont deux derniers sont fusionnés, mais leur démarcation est assez ne Des ganglions du 2e au 8e segment abdominal émergent trois pa de nerfs, sauf dans le cas du 7e ganglion abdominal (G_7) où les n n_3 et n_2 sont unis au départ. Au niveau du 8e ganglion (G_8) 3 paires de nerfs sont fusionnées dans leur partie proximale. 1er nerf (n_1) des ganglions du 3e au 7e segment abdominal do un nerf longitudinal très fin qui se dirige postéro-antérieurem Les ganglions du méso- et métathorax sont bien soutenus par muscles croisés (MX) ; il sort de chacun d'eux 1 paire de nerfs Le ganglion du prothorax comporte 3 paires de nerfs, qui sont ginaires d'un même point du ganglion, et un nerf médian qu dirige antéro-postérieurement et dont les ramifications rejoign des nerfs venant des connectifs interganglionnaires ; un nerf dian, de trajet analogue, émerge du ganglion mésothoracique. ganglion sous-œsophagien partent 2 paires de nerfs ; la prem innerve la partie antérieure de la glande prothoracique. Postérie ment au ganglion sous-œsophagien se trouve une paire de nerfs se détache 1 nerf médian. De chacun des connectifs reliant le

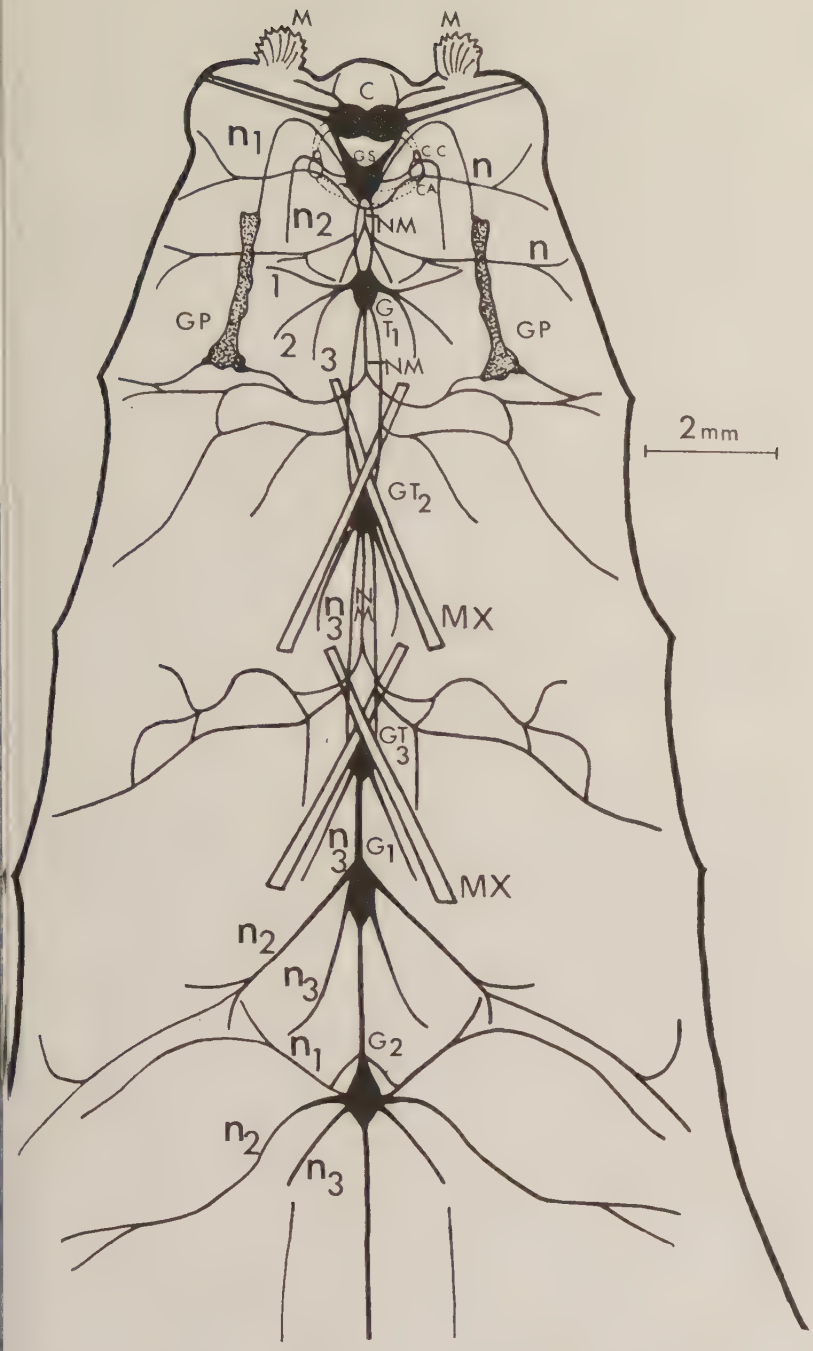


Fig. 2 a. — Anatomie du système nerveux de *Pieris brassicae* L.

Partie antérieure de la chenille du 5e stade âgée de 2 jours.

mandibule, C = cerveau, GS = ganglion sous-œsophagien, n = nerf, nerf médian, GP = glande prothoracique, GT_1 = ganglion du prothorax, ganglion du mésothorax, GT_3 = ganglion du métathorax, MX = muscles G_1 = ganglion du 1er segment abdominal, G_2 = ganglion du 2e segment nal. L'emplacement du corpus cardiacum (cc) et corpus allatum (cA) est tiquement représenté.

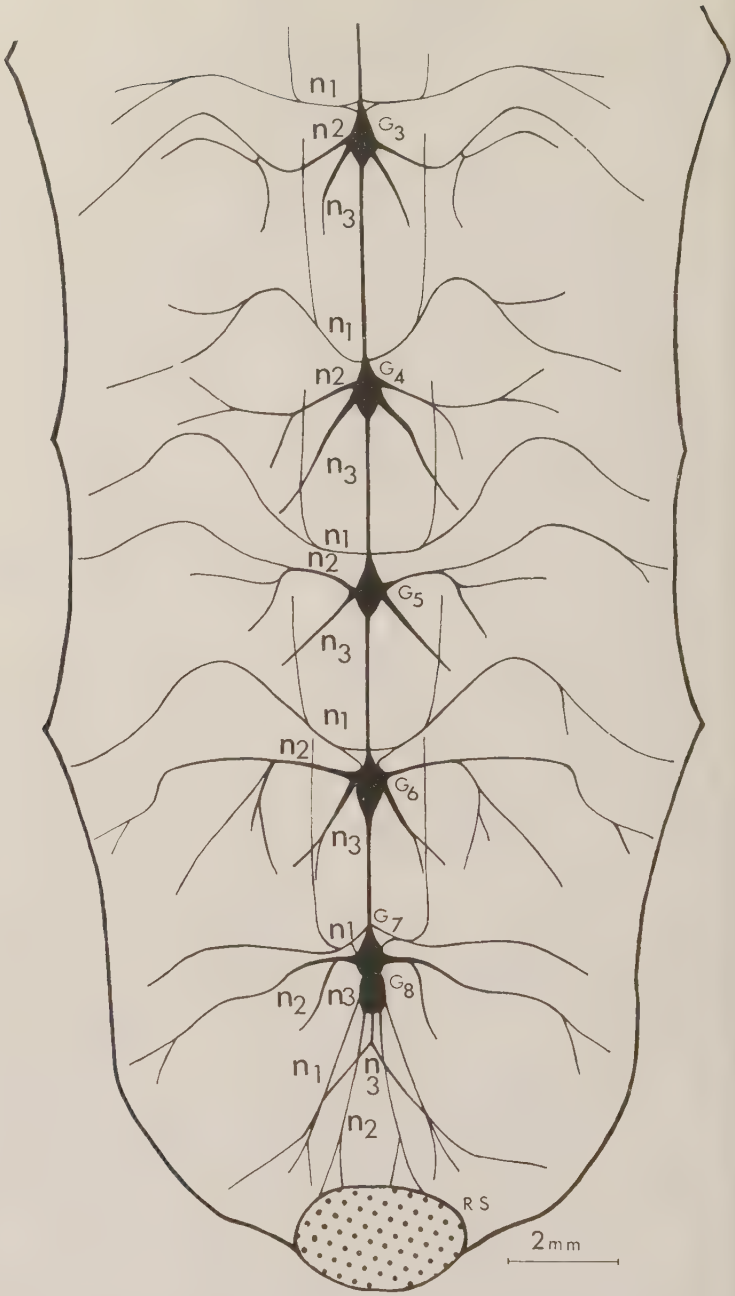


Fig. 2 b. — Anatomie du système nerveux de *Pieris brassicae* L.
Partie postérieure de la chenille du 5e stade âgée de 2 jours.
G_3 à G_8 = Ganglions des segments abdominaux 3 à 8, RS = Rectum sectio
Pour les autres légendes voir Figure 2 (a).

sous-œsophagien et le ganglion prothoracique se détache 1 nerf transversalement et qui passe sous la glande prothoracique. ncontre encore 3 paires de nerfs cérébraux.

— Evolution au cours de la métamorphose. — Au cours de amorphose on observe une évolution de certaines masses mus-es qui se déforment, s'amincissent et finissent par disparaître. générescence aboutit finalement à la disparition complète du . L'échelle cytologique des altérations que subissent ces es sera analysée dans un prochain travail.

ervations. — Au cours du dernier jour du 5e stade larvaire se sent les premiers changements en rapport avec la métamor- Ce sont, la réduction de la longueur, du poids frais de l'ani- le prothorax, en particulier, se raccourcit beaucoup (Srihari, ous presse). Corrélativement à cette diminution de longueur henille, les muscles longitudinaux se raccourcissent ; mais ce mène n'affecte pas également tous les muscles dans les seg- A la fin du 5e stade larvaire, les muscles du prothorax n'ont ue un tiers de la longueur qu'ils présentaient au repos (chez nille du même stade après le 2e jour, 5L + 2).

: la chrysalide, juste après sa formation, les muscles sont dans ne état, sauf ceux du prothorax et des deux derniers segments a longueur se réduit encore. Les muscles du métathorax sont up plus raccourcis que ceux du mésothorax.

ours du 1er jour de la nymphose, les muscles céphaliques, y is ceux des mandibules, disparaissent. Vers la 12e heure, les s ventraux du prothorax subsistent mais les muscles dorsaux raux prennent un aspect de dégénérescence, ils s'amincissent ne quelques bandes musculaires disparaissent. Tous les mus- u mésothorax, métathorax et des segments abdominaux ne nt pas évoluer excepté les muscles dorsaux du mésothorax génèrent.

salide âgée d'un jour. — Les muscles centraux de tous les ts abdominaux s'altèrent. Les muscles dorsaux, ventraux et x persistent sans modifications, sauf dans les 1er et 2e seg- abdominaux où ils dégénèrent. En ce qui concerne les muscles ques, la dégénérescence s'étend aux muscles ventraux et cen- elle est de plus en plus avancée à mesure que l'on progresse avant.

salide âgée de deux jours. — Tous les muscles du prothorax généré. Dans la partie thoracique, les muscles du vol semblent n développement. Quelques muscles centraux, en cours de cation, sont encore présents du 3e au 6e segment abdominal. uscles ventraux du 6e segment abdominal sont très réduits. uscles dorsaux et ventraux du 8e segment et les ventraux du ent abdominal ont presque disparu, mais dans ce dernier les s dorsaux subsistent sous forme de fins filaments. Tous les

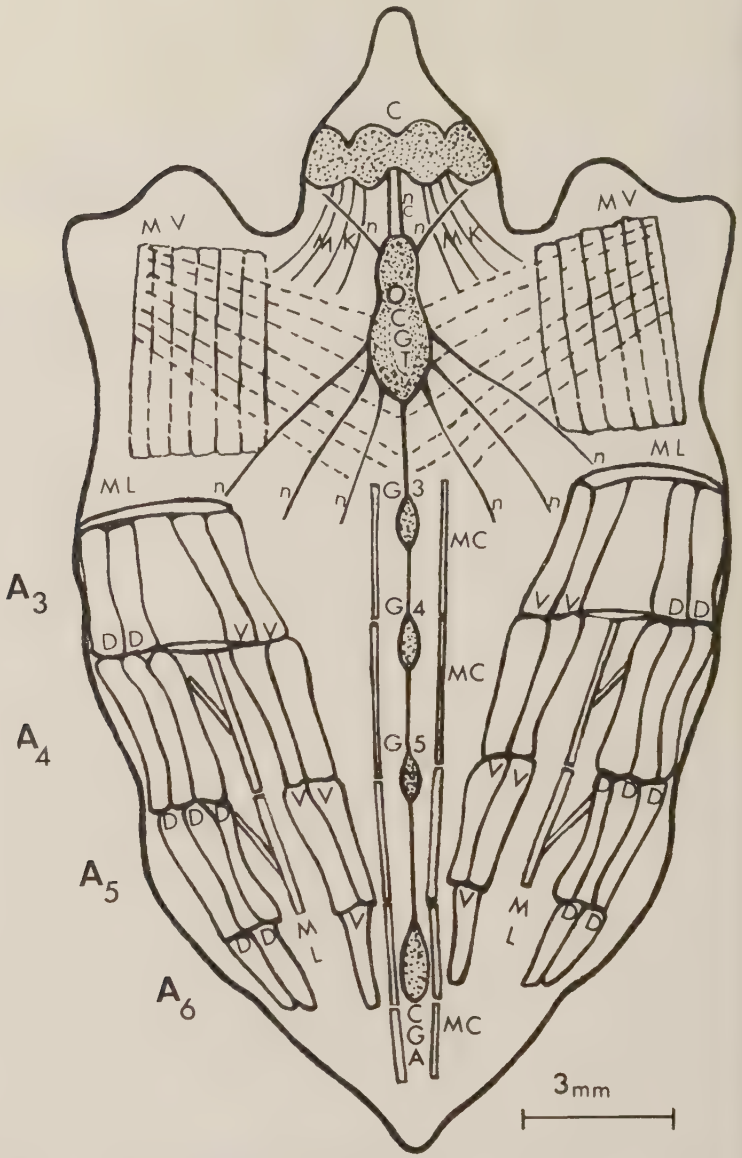


Fig. 3. — Anatomie des systèmes musculaire et nerveux de la chrysalid âgée de 6 jours de *Pieris brassicae* L.

C = cerveau, n = nerf, nc = connectif interganglionnaire, MK = muscle cou, MV = muscles du vol, CGT = centre ganglionnaire du thorax. (Il comp 4 paires de nerfs). ML = muscles latéraux, D = muscles dorsaux, V = mus ventraux, MC = muscles centraux, A_3 à A_6 = segments abdominaux 3 à 6, G_5 = ganglions des segments abdominaux 3 à 5 (représenté sans leurs ne CGA = Dernier centre ganglionnaire de l'abdomen.

es latéraux ont disparu sauf deux bandes latérales (muscles
ersaux) à la base et à l'extrémité du 3e segment abdominal et
autres bandes latérales (muscles longitudinaux) sont présentes
es 4e et 5e segments abdominaux (voir Fig. III).

muscles latéraux persistent pendant toute la métamorphose
énèrent seulement chez l'adulte après l'éclosion.

ysalide âgée de 3 jours. — On constate la disparition des
es centraux restants dans divers segments abdominaux, les
es ventraux du 6e segment abdominal ainsi que les muscles
ts dans les derniers segments abdominaux. La taille des
es du vol (dorso-ventraux) s'est considérablement accrue. Des
es centraux (muscles longitudinaux, très fins) néoformés
rvent de part et d'autre de la chaîne ventrale des 6e et 7e seg-
abdominaux. Nous n'avons pas réussi à les observer dans les
segments de l'abdomen, ils y sont vraisemblablement présents
très peu développés.

t au cours du 5e jour que la taille des muscles du vol s'accroît
les muscles centraux apparaissent nettement dans tous les
nts abdominaux. On observe également au niveau du cou la
ce de 3 paires de fines bandes musculaires qui s'étendent du
à la tête. Au cours du 8e jour, apparaît l'ensemble des muscles
lués juste sous le tégument du papillon.

lébut de la métamorphose est également marqué par l'évolu-
u système nerveux. Elle se traduit par la réduction de la lon-
de la chaîne ventrale, le développement des lobes optiques, le
chement du ganglion sous-œsophagien avec le cerveau et du
nglion abdominal avec le ganglion du métathorax. C'est au
du 1er jour de la vie de la chrysalide que la distance séparant
nglions pro-, méso- métathorax et le premier segment abdomi-
réduit beaucoup. Ainsi le centre ganglionnaire du thorax s'est
à la fin du 2e jour par la fusion de l'ensemble de ces ganglions.
glion du 2e segment abdominal est encore présent mais pas ses
Il est possible que ces derniers soient disparus corrélativement
égénérescence des muscles de ce segment et selon Heywood
le déplacement de la masse inférieure de ce ganglion s'effectue
la formation du centre ganglionnaire du thorax. La masse
onnaire des 7e et 8e segments abdominaux s'unit avec le gan-
lu 6e segment abdominal et ainsi le dernier centre ganglion-
e l'abdomen se forme ; la démarcation entre ces ganglions dis-
le 6e jour : (Fig. 3).

— Evolution chez l'imago. — Je me limiterai uniquement à
men, seule région du corps où persistent des muscles larvaires
t toute la métamorphose et où se trouvent les muscles néo-
(Fig. 4). Les muscles qui ont persisté pendant toute la méta-
ose dégénèrent chez l'adulte. Ils se réduisent beaucoup au
du 1er jour qui suit l'éclosion. La dégénérescence est presque

complète le 2e jour, mais chez des adultes âgés de 6 jours on disti gue encore leur trace sous forme de résidus musculaires, constitu essentiellement, semble-t-il, de conjonctif.

V. Analyse expérimentale de cette évolution et discussion. Par des ligatures, nous avons isolé, chez une chenille du 5e sta âgée de 2 jours, la région thoracique de l'abdomen. Pour la partie a térieure, la survie n'excède pas 3 jours, mais pour la partie pos rieure elle peut durer 9 jours. Dans la partie antérieure, les musc évoluent comme nous l'avons décrit précédemment, mais dans

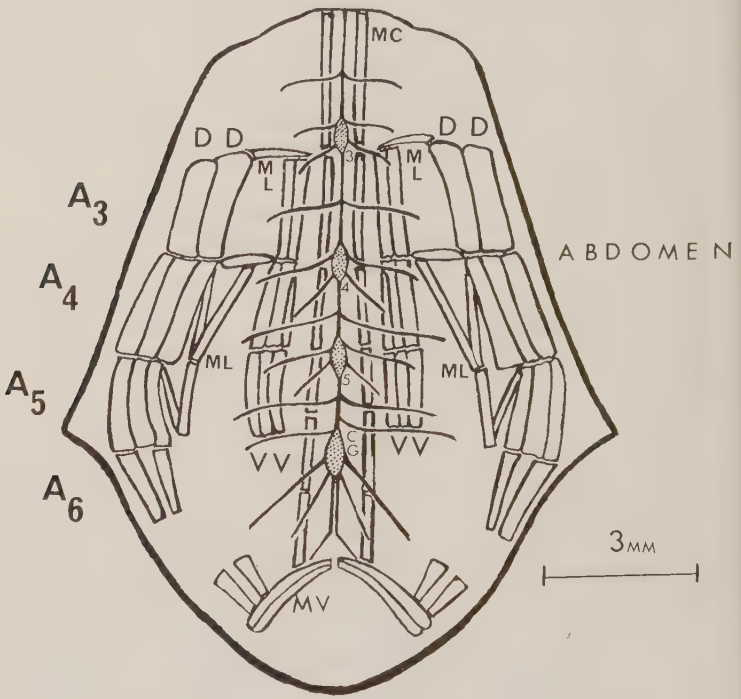


Fig. 4. — Anatomie des systèmes musculaire et nerveux de l'abdomen de *Pieris brassicae* L. (Adulte juste après l'éclosion).

MC = muscles centraux, D = muscles dorsaux, V = muscles ventraux, M muscles latéraux, MV = muscles des valves, A_3 A_6 = segments abdominaux 6, 3 à 5 : ganglions abdominaux 3 à 5 (représenté avec leurs nerfs). C Dernier centre ganglionnaire de l'abdomen.

partie postérieure ils ne subissent pas de modifications. Chez l'im venant d'éclore, l'ablation de la tête, ou la ligature juste en arr du thorax, n'a pas modifié l'évolution de la musculature abdomin

Au cours du dernier jour de la vie larvaire la dégénérescence certains muscles s'annonce en même temps que la préparation d dernière mue larvaire qui s'effectue en présence de l'ecdysone n en l'absence de l'hormone juvénile (Novák, 1966). Ces conditi

ent déterminer la mort de certains muscles larvaires qui dégé-
chez l'adulte après avoir persisté pendant toute la métamor-
(Lockshin et Williams, 1964, 1965). Par contre ces condi-
apparaissent favorables à la formation de nouveaux muscles
es du vol, muscles centraux, muscles des valves, etc...).

expériences de ligature de chenilles que nous avons effectuées
ment que la modification du milieu hormonal qui se produit
de la vie larvaire déclenche les modifications structurales des
es. Le fait que les muscles de la partie postérieure de la che-
e soient pas modifiés ne peut être imputé à une éventuelle
ption de la chaîne nerveuse. D'ailleurs une incision de la
ventrale entre les 1er et 2e ganglions abdominaux n'a pas d'in-
sur l'évolution des muscles. Les expériences faites chez les
s, indiquent que la dégénérescence des muscles larvaires, qui
rsisté durant la métamorphose, s'effectue sans la présence des
s endocrines de l'imago. On peut donc se demander si ces
es dégénèrent à cause de l'arrêt des influx nerveux des gan-
(Lockshin et Williams, 1965 b) ou bien s'il s'agit uniquement
hénomène hormonal (Runion et Pipa, 1970). On sait en effet
nnervation est nécessaire à la différenciation des muscles
, 1923 ; Williams et Schneiderman, 1952 ; Nüech, 1952, 53,
également à leur maintien au cours de la métamorphose
yson, 1956, 1960 ; Randall, 1969) mais les mécanismes du
le nerveux chez les insectes restent très obscurs. S'il s'agit
hénomène nerveux pourquoi les muscles centraux qui se trou-
es deux côtés de la chaîne ventrale ne dégénèrent-ils pas ?
hin et Williams (1964, 1965) ne signalent pas de muscles ana-
chez les Saturnides. Comme l'envisagent certains auteurs, il
sible qu'il y ait différents mécanismes de contrôle de la dégé-
ence des muscles chez les Insectes (Runion et Pipa, 1970).

oratoire de Physiologie des Insectes, Université Paris-VI,
7, Quai Saint Bernard, Paris Ve.

Bibliographie.

Thomay, M. (1967). — Modifications ultrastructurales au cours de
a dégénérescence et de la croissance de fibres musculaires chez un
nsecte. *J. Microscopie*, 6, 627-638.

R. S. (1903). — The changes which occur in the muscles of a
eetle, *Thymalus marginicollis* Chevr., during metamorphosis. *Bull.
lus. comp. Zool. Harvard college*, XL, 1-382.

k, T. H. et Horridge, G. A. (1965). — *Structure and function in
he nervous systems of invertebrates*. II, 802-1719. W. H. Freeman
nd Co., San Francisco and London).

ll, C. B. (1962). — The imaginal ecdysis of blowflies : Observa-
ions on the hydrostatic mechanisms involved in digging and
xpansion. *J. exper. Biol.*, 39, 431-448.

CROSSLEY, A. C. S. (1965). — Transformation in the abdominal mus of the blue blowfly, *Calliphora erythrocephala* (Meig.), dur metamorphosis. *J. Embryol. exper. Morph.*, 14, 89-110.

CROSSLEY, A. C. S. (1968). — The fine structure and mechanism of bre down of larval intersegmental muscles in the blowfly, *Calliph erythrocephala*. *J. Insect. Physiol.*, 14, 1389-1407.

DALY, H. V. (1964). — Skeleto-muscular morphogenesis of the thorax the honey bee *Apis mellifica* (Hymenoptera : Apidae), Barkeley California press. 1-77 (Cité par Whitten, J. 1968).

DRECKTRAH, H. G., KNIGHT, K. L. et BRINDLEY, T. A. (1966). — Morp logical investigations of the internal anatomy of the fifth la instar of the european corn borer. *Iowa state J. of Sci.*, 40, 257-

EVANS, A. (1936). — Histolysis of muscle in the pupa of the blowfly *L lia sericata* Meig. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A.), 11, 52-59.

FINLAYSON, L. H. (1956). — Normal and induced degeneration of ab minal muscles during metamorphosis in the Lepidoptera. *Qu J. micr. Sci.*, 97, 215-234.

FINLAYSON, L. H. (1960). — A comparative study of the effects of de vation on the abdominal muscles of saturniid moths during pu tion. *J. Insect. Physiol.*, 5, 108-119.

HEYWOOD, R. B. (1965). — Changes occurring in the central nervous tem of *Pieris brassicae* L. (*Lepidoptera*) during metamorph *J. Insect. Physiol.*, 11, 413-430.

HULST, F. A. (1906). — The histolysis of the musculature of *Culex pun* during metamorphosis. *Biol. Bull. U.S.A.*, 11, 277-304.

KOPEČ, S. (1923). — The influence of the nervous system on the de opment and regeneration of muscles and integument in ins *J. exper. Zool.*, 37, 15-25.

KUWANA, Z. (1936). — Degeneration of muscles in the silkworm m *Zool. Mag. Tokyo*, 48, 881-884 (pas consulté).

LOCKSHIN, R. A. (1969). — Programmed cell death. Activation of lysis a mechanism involving the synthesis of protein. *J. Insect. Phys* 15, 1505-1516.

LOCKSHIN, R. A. (1969). — Lysosomes in insects. *In Lysosomes in Biol and Pathology*. Edited by J. T. Dingle and Honor B. Fell ; No Holland publishing Co., Amsterdam and London, 363-391.

LOCKSHIN, R. A. (1971). — Programmed cell death : Nature of the ner signal controlling breakdown of intersegmental muscles. *J. In Physiol.*, 17, 149-158.

LOCKSHIN, R. A. et WILLIAMS, C. M. (1964). — Programmed cell death Endocrine potentiation of the breakdown of the intersegme muscles of silkmoths. *J. Insect. Physiol.*, 10, 643-649.

LOCKSHIN, R. A. et WILLIAMS, C. M. (1965 a). — Programmed cell dea Cytology of degeneration in the intersegmental muscles of Pernyi silkworm. *J. Insect. Physiol.*, 11, 123-133.

LOCKSHIN, R. A. and WILLIAMS, C. M. (1965 b). — Programmed cell de III. Neural control of the breakdown of the intersegmental mus of silkmoths. *J. Insect. Physiol.*, 11, 601-610.

LOCKSHIN, R. A. and WILLIAMS, C. M. (1965 c). — Programmed cell d IV. The influence of drugs on the breakdown of the intersegme muscles of silk moths. *J. Insect. Physiol.*, 11, 803-809.

LOCKSHIN, R. A. and WILLIAMS, C. M. (1965 d). — Programmed cell d V. Cytolytic enzymes in relation to the breakdown of the i segmental muscles of silkmoths. *J. Insect. Physiol.*, 11, 831-844.

LYONET, P. (1762). — Traité anatomique de la chenille qui ronge le de Saule. A la Haye, 1-616.

NOVAK, V. J. A. (1966). — *Insect Hormones*. 1-478. Methuen and Co.,

NÜESCH, H. (1952). — Ueber den Einfluss der Nerven auf die Mu lentwicklung bei *Telea polyphemus* (Lepidop.). *Rev. Suisse* 59, 294-301.

I, H. (1953). — On the relation between nerves and muscles during the development of the silkworm *Telea polyphemus* (Lep.). *Proc. 14th int. Cong. Zool.*, 213-214.
I, H. (1954). — Segmentierung und Muskelinnervation bei *Telea polyphemus* (Lep.). *Rev. Suisse Zool.*, 61, 420-428.
, E. (1930). — Metamorphosis in the honeybee. *J. Morphol.*, 50, 295-339.
C. (1910). — Recherches histologiques sur la métamorphose des muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 1, 1-274.
. L. (1963). — Studies on the hexapod nervous system. VI. Ventral nerve cord shortening ; a metamorphic process in *Galleria mellonella* (L.) (Lepidoptera : pyralidae). *Biol. Bull. U.S.A.*, 124, 293-302.
L, W. C. (1969). — Effects of denervation on insect muscle. *27th Ann. Proc. Electron Microsc. Soc. Amer.* (pas consulté).
, H. I. et Pipa, R. L. (1970). — Electrophysiological and endocrinological correlates during the metamorphic degeneration of a muscle fibre in *Galleria mellonella* (L). (Lepidoptera). *J. exper. Biol.*, 53, 9-24.
T, J. B. (1962). — The comparative anatomy of the insect nervous system. *Ann. Rev. Entomol.*, 7, 137-156.
DERMAN, H. A. (1967). — Insect surgery. *In methods in developmental Biology.* Ed. by Wilt F. H. et Wessells N. K. ; Thomas Y. Crowell Co. N. Y., 753-766.
ASS, R. E. (1931). — Morphology of the insect abdomen. Part I. General structure of the abdomen and its appendages. *Smithsonian Misc. Coll.*, 85, 1-128.
ASS, R. E. (1935). — *Principles of Insect morphology.* 1-667. McGraw-Hill Book Company, Inc. N. Y. et London.
ASS, R. E. (1954). — Insect metamorphosis. *Smithsonian Misc. Coll.*, 122, 1-124.
, T. (1970). — Etude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de *Pieris brassicae* L. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* (N.S.). 6, 1003-1014.
, T. (1972). — Observations sur le poids et la taille au cours de la croissance et de la métamorphose chez *Pieris brassicae* (L). (Sous presse).
L. (1899). — Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogénèse du tissu musculaire chez l'abeille. *C. R. Soc. Biol. Paris.* 51, 896-898.
D. W. (1922). — Recherches on the insect metamorphosis : Part I. On the structure and post-embryonic development of a chalcid wasp, *Nasona.* Part II. On the physiology and interpretation of the insect metamorphosis. *Trans. Roy. Soc. Aust.*, 46, 319-527.
N, J. (1968). — Metamorphic changes in insects. 43-105. *in Metamorphosis a problem in developmental biology*, Etkin, W. et Gilbert, L. I. éd. North-Holland Publishing Co., Amsterdam.
SWORTH, V. B. (1956). — Formation and involution of striated muscle fibers during the growth and moulting cycles of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. micr. Sci.*, 97, 465-480.
IS, C. M. et Schneiderman, H. A. (1952). — The necessity of motor innervation for the development of insect muscle. *Anat. Rec.*, 113, 75.
IN, A. (1924). — VI. Das Bauchmark der Insekten. *Z. Wiss. Zool.*, 122, 323-424.

IMPRIMERIE M. DECLUME, LONS-LE-SAUNIER.

EFFECTS OF INSECT HORMONES ON THE GROWTH AND DEGENERATION OF MUSCLES IN PIERIS BRASSICAE L. (LEPIDOPTERA : PIERIDAE).

THOTA SRIHARI.

LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE DES INSECTES, 7-QUAI ST. BERNARD, PARIS-Ve.

ABSTRACT: The application of a juvenile hormone analogue (methyl 3, 7, 11-trimethyl-11-chlorine-2-dodecanoate) on various developmental stages of Pieris brassicae has resulted in an increase in the growth of larval muscles and a retardation in the degeneration of two physiologically distinct groups of larval muscles. The first group of muscles degenerate in the early pupal period while the latter degenerate in the adult after its emergence. The ligature behind the thorax of 5th., instar larvae before the critical period stops the metamorphic degeneration of muscular system. The injection of B-ecdysone into these ligated abdomens initiates the degeneration of muscles where only the normally persisting muscles are saved. The juvenile hormone analogue and B-ecdysone thus seem to control an orderly determined growth and metamorphic degeneration of muscles in Pieris brassicae perhaps indirectly through the nervous system.

I N T R O D U C T I O N.

In an earlier work (Srihari, 1972) it has been mentioned that a caterpillar of Pieris brassicae possesses a complicated muscular system perhaps like any other holometabolous larval form. Many of these muscles prepare for the degeneration on the onset of larval-pupal molt which takes place in the presence of ecdysone but in the absence of juvenile hormone (Novak, 1966; Patel & Madhavan, 1969; Sehnal, F. & Meyer, S., 1968; Wiggleswoth, 1970; Williams, 1961.).

This change of hormonal medium seems to be responsible not only for the metamorphic degeneration of many larval muscles during early pupal period but also for the formation of new muscles required to perform the characteristic movements of an adult. It is also interesting to note that some of these muscles escape the death at this period but however degenerate in the adult after its emergence. Thus a change in juvenile hormone (Novak, 1966) and B-ecdysone titres (Karlson & Sekeris, 1966) seem to control an orderly and predictable death of certain muscles during the metamorphosis of an insect. Lockshin & Williams (1964, 1965) study this phenomenon in detail with saturniids and state that it is the cessation of nervous impulses from the ganglia is responsible for the degeneration of larval muscles in the adult after its emergence. Experimentally they could postpone or prevent the degeneration of these muscles by stimulating the nerves going to these muscles or by injecting parasympathicomimetic drugs and thus they conclude that it is a nervous phenomenon. The nerve silence hypothesis thus put farward by these authors does not seem to be compatible with the results obtained by some authors (Crossley, 1965, 1968). According to Runion & Pipa (1969) the metamorphic degeneration of the principal plancta retractor muscle of the proleg of Galleria mellonella seems to be rather hormonal than nervous. They also point out that the metamorphic degeneration of this muscle is enhanced by the application of ecdysone or of its analogues. The results thus available seem to be rather controversial but however it does not exclude the possibility for the existence of different signalling mechanisms of the control of muscle degeneration in insects. The aim of the present study is to analyse the effects of the juvenile hormone analogue and B-ecdysone applied on various developmental stages of Pieris brassicae with a view to observe their controlling mechanisms on the muscle growth and degeneration.

MATERIALS AND METHODS.

I. Insect material: All the experiments were performed only on the insect Pieris brassicae. The post-embryonic developmental stages of this insect were reared at the temperature 23 ± 2°C, the relative humidity 75 ± 15% and the photoperiod 16 hours per day. The larvae were fed on cabbage leaves coming from the plants (type-Cavalier) treated with no insecticide. The details concerning rearing, feeding and growth of this insect were given elsewhere. (Srihari, 1970, 1972).

2. Application of hormones: The juvenile hormone analogue, methyl 3, 7, 11-trimethyl-11-chlorine-2-dodecanoate was used in these studies. (For details on juvenile hormone analogues see Slama, 1971 and First Swiss juvenile hormone symposium Basel, 15/16. October, 1970, Vol. 44/ 1-2). The preliminary studies on this analogue were carried out by Drs. Novak, Sehnal et al., the institute of insect physiology, Prague (un published observations). This analogue was employed in a mixture of 90% acetone and 10% olive oil for all topical applications or otherwise in 100% olive oil for injections. Thus 1 µl of jha diluted in 10000 ul of solvent (0.01% jha) was employed in all topical applications. The β-ecdysone employed in these experiments was a phytoecdysone. This hormone was kindly supplied in pure crystalline form by Dr. Takemoto Sendai, Tohoku University, Japan. The B-ecdysone was diluted in (1 ug in 2 ul. of bidistilled water, 0.05%) in bidistilled water and was applied in the form of injections. An Hamilton-Bonduz-Schweis 10 ul syringe was used for topical and as well as for injecting these substances. When there were many experimental animals for topical applications of the jha, the same syringe assembled with P.B.-600-1 repeating dispenser (Hamilton Co., inc.) was employed.

TABLE NO. I: The effects of Juvenile hormone analogue (methyl 3, 7, 11-trimethyl-11- chlorine-2- dodecanoate) and B-ecdysone applied on various developmental stages of Pieris brassicae L. (d = day, Hrs = hours, JHa = juvenile hormone analogue, larval-pupal intermediates = abnormal prepupae with certain pupal characters inside the body, ° = imperfect pupae).

Serial NO:	stage of the animal	concentration quantity of the hormone applied per animal.	Mode of application	NO. of animals used	died	becoming: larval-pupal intermediates.	pupae	adults.
1.	5th. Ins. + 0 d.	0.01 % JHa. 1 µl	topical	30	2	10	18	4
2.	5th. Ins. + 0d.	0.01% JHa. 1 µl.	topical (repeated)	20	3	1	16°	-
3.	5th. Ins. + 1 d + 19 Hrs.	0.01% JHa. 1 µl.	topical	19	2	2	7	4
4.	5th. Ins. + 2 d.	0.01% JHa 1 µl.	topical	15	1	-	7	4
5.	5th. Ins. + 2 d.	1% JHa. 1 µl.	injection	10	2	1	7	4
6.	5th. Ins. + 4 d.	0.01% JHa 1 µl.	topical	10	-	-	10	10
7.	5th. Ins. + 4d.	0.01% JHa 3 µl.	topical	6	-	-	6	6
8.	pupa + 6d.	0.01% JHa 1 µl.	topical	7	-	-	-	7
9.	pupa + 6 d.	1% JHa 1 µl.	injection	13	7	-	-	6
10.	Adult + 0 d.	0.01% JHa 5 µl.	topical	5	-	-	-	5
11.	5th. Ins. + 2 d.	0,05% β-ecdysone 2 µl.	injection	12	-	3	9	-

3. Surgical and anatomical procedures: The larvae, pupae and the adults of Pieris brassicae were dissected medio-dorsally in an insect Ringer solution (Ephrussi & Beadle, 1936). The anatomical observations on the muscular system were made after fixing the animals in Bouin's fixative. The fixation of animals in 15% glutaraldehyde followed by the post-fixation in 2% osmium tetra-oxyde was also found very useful for the observations of muscles. The changes produced in the muscular system of treated animals were evaluated while making similar observations in normal animals (See Srihari, 1972).

R E S U L T S .

Effects of Juvenile hormone analogue and B-ecdysone on muscle growth and degeneration:

1. The juvenile hormone analogue (1 µl. of 0.01%) was applied on the 3rd abdominal segment of freshly molted 5th instar larvae like in the following topical treatments. The treated larvae take two days more than the normal ones. The larvae grow bigger without any molt (Fig. 1) and so also their muscles. The larval-pupal intermediates produced by this treatment (Fig. 2 & 3)retain the muscles but finish by dying. In some of these intermediates the first group of muscles start degenerating like in the normal early pupal period. The rest of the animals became pupae but bigger in their size (Fig. 4). In these pupae the metamorphic changes in the muscular system was comparable to that occurring in the normal pupae. The degeneration of larval muscles after the emergence of adult was postponed by one to two days. The adults produced by this treatment were bigger in size while compared to the normal adults.

2. Freshly molted 5th instar larvae were treated topically with 1 µl. of 0.01% JHa everyday. This treatment did not induce any extra larval instar but contrarily produced imperfect pupae with larval integument

in the middle portion (treated portion) and the rest perfect pupal (Fig. 5 & 7). The larval portion of these pupae preserve all the muscles for three days but most of them would have degenerated normally during the first day of pupal life. The pupal period was increased by 9 to 10 days. The one larval-pupal intermediate produced by this treatment was not able to shed its larval cuticle and also showed larval head with with pupal cuticle (Fig. 6). The anatomical observations in the imperfect pupae showed that most of the larval muscles degenerate like in normal pupae except that in 1st and 2nd abdominal segments the persistence of 3 dorsal, 2 ventral and 3 lateral muscular bands was noted. As long as the JHa application was continued, the formation of thoracic and last abdominal ganglionic centres did not take place. But however it statrted after the cessation of JHa application from 16th day of pupal formation. The adults thus formed underneath the pupal cuticle were quite imperfect as there was a poor development of flight muscles and also they die before attaining the final stage of development.

3. The fifth instar larvae after 33 hours of the last larval molt were topically treated with 1 µl. of 0.01% JHa. There was an effect neither on larval nor on pupal period but the two larvae die as prepupae. The degeneration of the muscles in these animals was quite comparable to that occurring in normal animals except that in one abnormal adult (with a big abdomen and not able to fly) produced by this treatment preserve muscles for more than two days.

4. The JHa (1 µl. of 0.01%) applied on 5th instar larvae after two days of the molt had no effect except that in two of the normally looking adults the muscle degeneration was retarded by one day.

5. A strong dose of JHa (1 µl. of 1%) was injected into two days old 5th instar larvae. Some of the treated animals did not support the dose died as larvae, larval-pupal intermediates and imperfect pupae (Fig. 8). However the degeneration of larval muscles in the adult was retarded by about 36 hours.

6 & 7: The last instar larvae just before the larval-pupal molt were treated topically with two different doses of JHa. The first group of animals received 1 µl. of 0.01% JHa and the second group received 3 µl. of 0.01% JHa. In the first group the degeneration of larval muscles which normally degenerate in the adult after its emergence was retarded by one to two days where as the second group showed a variability in the muscle degeneration. Two dorsal muscular bands were persisting in the 7th abdominal segment of the adults with big abdomens besides the normally persisting larval muscles whose breakdown was however postponed by more than one day.

8 & 9: The pupae after 6 days of their formation were treated with JHa by topical (1 µl. of 0.01%) and as well as by injection (1 µl. of 1% JHa). There was no effect found on the topically treated animals but the pupae received the injections of JHa showed abnormalities. Two pupae could not support the dose, died and two adults emerged with very big abdomens and the wings not well spread could not fly. (Fig. 9 & 11). The breakdown of the larval muscles in these adults was however postponed by more than one day.

10: The freshly emerged adults were treated topically with 5 µl. of 0.01% JHa. There was no effect on the degeneration of muscles but the adults were found to increase the size of their abdomens largely due to a corresponding increase in fatbody and the size of ovaries in case of females.

11. 2 µl. of the solution containing 1 µg of B-ecdysone (0.05%) was injected into each of the two days old ligated 5th instar larval abdomens. In the first group the larvae were ligated behind the thorax and the second group behind the head. In both the groups the metamorphosis was enhanced by few hours while compared to normal and non-ligated animals. The perfect pupae but smaller than the normal pupae were

- resulted from the animals ligated behind the thorax (Fig. 10 & 12). The degeneration, persistence and the formation of new muscles were almost comparable to that occurring in normal pupae. In the larvae ligated behind the head and treated with the same dose of β-ecdysone, the changes in muscular system were comparable to that of first group except that certain remnants of central and ventral muscle bands were seen in abdominal segments. The formation of ganglionic centres, flight muscles and the central muscles was however affected. In both the groups the development did not continue to the final stage as the pupae died after 6 to 7 days of their formation.

D I S C U S S I O N.

It was shown by certain authors that a motor innervation is necessary for the development and differentitation of muscles in Lepidoptera (Kopec, 1923; Nüesch, 1952, 1956; Williams & Schneiderman, 1952). The muscles which persist during the whole metamorphosis can experimentally be regressed by severing the nerves going to these muscles. (Finlayson, 1956, 1960; Randall, 1969). This relationship seems to resemble the phenomenon existing in vertebrates (Gutmann, 1962, 1968; Guth, 1968). In certain insects the denervation seems to induce little or no effect on the maintenance of muscles (See Finlayson, 1960). In the vertebrates the participation of hormonal influences in the maintenance of a denervated muscle has been demonstrated (See Gutmann, 1968). Recently Riddiford (1972) reports a retention of normally degenerating muscles in cecropia silkworm by an application of juvenile hormone. The results obtained by Crossley (1968) on the breakdown of intersegmental muscles in Calliphora erythrocephala indicate that an increase in the titre of ecdysone in the haemolymph initiates a series of changes in which specific intersegmental muscles are engulfed by haemocytes (Perez, 1910). Experimentally he induces similar

- changes by administering the crustecdysone into the ligated abdomens of Calliphora erythrocephala in the presence or absence of nervous connexions to these muscles. The application of pilocarpine, a parasympathicomimetic drug does not seem to delay the breakdown of normally innervated muscles. The situation here contrasts the results obtained by Lockshin & Williams, 1964, 1965) but resembles the breakdown of flight muscles in Leptinotarsa decemlineata where the breakdown of muscles is directly under the control of hormones (Stegwee et al., 1963). The results obtained by Runion & Pipa (1969) also demonstrate that the breakdown of plancta retractor muscle of the proleg of Galleria mellonella is rather hormonal than nervous. Thus it appears to be a complicated neuromuscular phenomenon influenced by the hormones prevents us to generalize in insects.

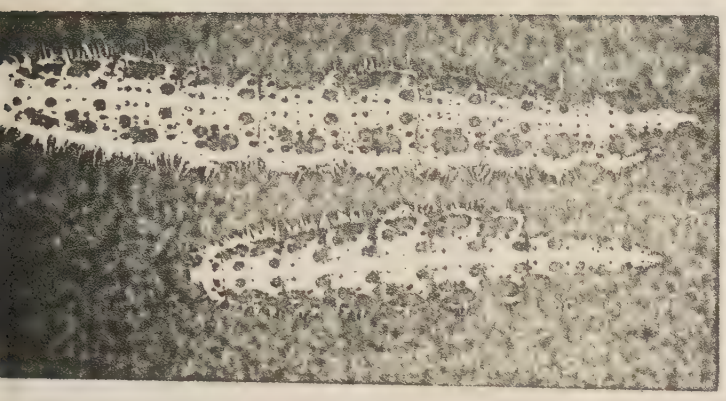
The present study analyses the possible controlling mechanisms of insect hormones on the growth, maintenance and the degeneration of muscles in Pieris brassicae. The application of JHa on various developmental stages of Pieris brassicae demonstrates that this hormone somehow increases not only the growth of muscles but also found to retard the breakdown of two physiologically distinct groups of larval muscles. But the application of JHa on the adults just after their emergence showed little or no effect on the breakdown of muscles. The injection of B-ecdysone into the ligated abdomens of 5th., instar larvae initiates the degeneration of only the first group of larval muscles as in the normal course of metamorphosis but the persistence of second group of muscles is not affected. Though the nerves coming from the same segmental ganglion innervate the two distinct groups of larval muscles but the difference in nervous influence may be at the origin of axons coming from the different motoneurons.

In the light of above results it is however possible to say that the muscle growth and degeneration in Pieris brassicae is principally controlled by insect hormones perhaps by an orderly control of nervous stimulii. The nervous control of muscle growth and degeneration in Pieris brassicae still remains to be elucidated.

ACKNOWLEDGEMENTS: I would like to express my gratitude to Professor POSSOMPES for encouragement, guidance and facilities. I am especially grateful to Professor NOVÁK and Dr. SEHNAL for providing the juvenile hormone analogue, advice and for the criticism of the manuscript.

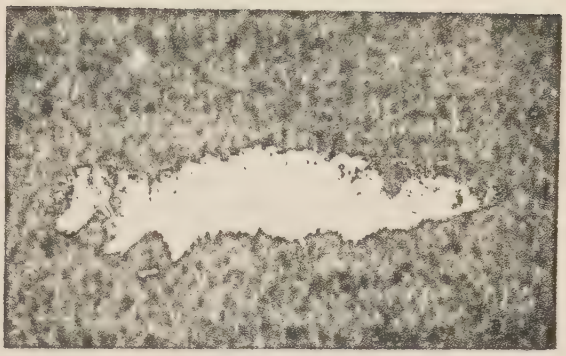
1. 5 th., instar larvae after 4 days of the last larval molt. Above: Giant 5 th. instar larva produced by an application of JHa. (Table No. 1; S.No. 1.). Below: Normal 5 th. instar larva in pre-pupal stage.
2. The larval-pupal intermediate produced by an application of JHa. (Table No. 1, S; NO. 1.).
3. Normal pupa (left) showed in comparison with a larval-pupal intermediate (right). (Table No. 1, S.No. 1.).
4. Normal pupa (left) showed in comparison with a pupa (right) produced by an application of JHa. (Table No. 1, S.No. 1).
5. Left: Normal pupa, Middle: pupa produced by a single application of JHa. (S.NO;1). Right: Imperfect pupa produced by a repeated application of JHa. The middle portion of this pupa shows larval integument. (S.No.2).
6. Larval-pupal intermediate produced by a repeated application of JHa. (S.No.2) This intermediate shows larval head with pupal cuticle.

1



2.5 cm

2



3 cm

2.5cm

3

2.5cm

4

5

6

7. Left: Normal pupa; Middle: Pupa produced by a single application of JHa. (S.No. 1.); Right: The imperfect pupa with a larger portion of larval integument, produced by a repeated application of JHa. (S.No.2)

8. Normal pupa (left) in comparison with an imperfect pupa (right) produced by a treatment of JHa. (S.No.5).

9. Normal adult (left) showed in comparison with an abnormal adult produced by a treatment of JHa (left), (S.No.3).

11. Normal female adult (left) showed in comparison with an abnormal adult produced by a treatment of JHa. (S.No. 7.).

10.& 12. The 5th. instar larvae ligated behind the thorax and treated with β-ecdysone (left) are shown in comparison with control larvae (right).

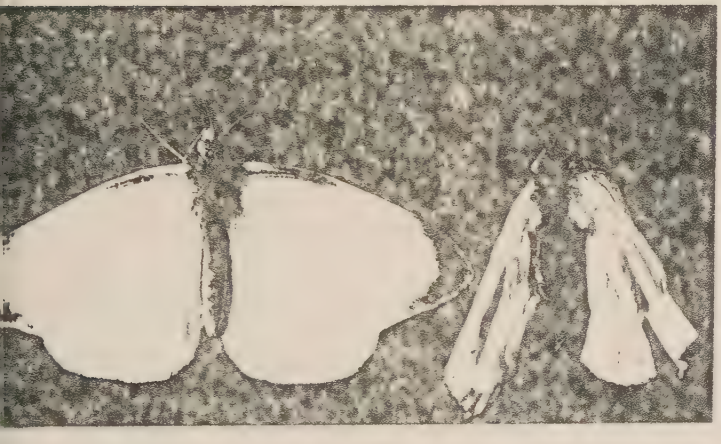
7

3 cm

8

3 cm

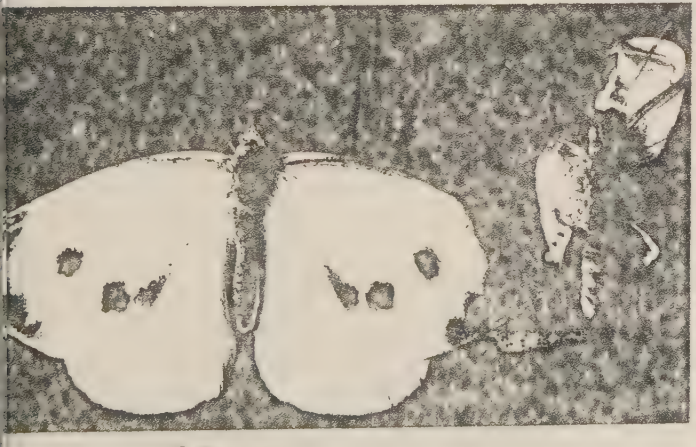
9



5 cm

10

3 cm



11

12

R E F E R E N C E S :

CROSSLEY, A.C.S. (1965) Transformation in the abdominal muscles of the blue blowfly, Calliphora erythrocephala (Meig), during metamorphosis. J. Embryol. exp. Morph. 14, 89 - 110.

CROSSLEY, A.C.S. (1968) The fine structure and mechanism of breakdown of larval intersegmental muscles in the blowfly, Calliphora erythrocephala. J. Insect physiol. 14, 1389 - 1407.

FINLAYSON, L.H. (1956) Normal and induced degeneration of abdominal muscles during metamorphosis in the Lepidoptera. Quart. J. micr. Sci. 97, 215 - 234.

FINLAYSON, L.H. (1960) - A comparative study of the effects of denervation on the abdominal muscles of saturniid moths during pupation. J. Insect physiol. 5, 108 - 119.

GUTH, L. (1968) ' Trophic ' influences of nerve on muscle. Physiol. Rev. 48, 645 - 687.

GUTMANN, E. (1962) The denervated muscle. pp. 13 - 466. (Publishing house of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague).

GUTMANN, E. (1968) Development and maintenance of neurotrophic relations between nerve and muscle. (From Ciba Foundation symposium on Growth of the Nervous system). pp. 233 - 243. Edited by G.E.W. Wolstenholme and Maeve O'Conor, published by J & A. Churchill Ltd. London.

KARLSON, P. ; SEKERIS, C.E. (1966) Ecdysone, an Insect steroid hormone, and its mode of action. In " Recent progress in hormone Research". Vol. 22, pp. 473 - 502. Acad. Press. N.Y. & Lond.

KOPEC, S. (1923) The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in insects. J. exp. Zool. 37, 15 - 25.

LOCKSHIN, R.A. (1969) Programmed cell death. Activation of lysis by a mechanism involving the synthesis of protein. J. Insect physiol. 15, 1505 - 1516.

LOCKSHIN, R.A. (1969) Lysosomes in insects. In " Lysosomes in Biology & Pathology " (Edited by J.T. Dingle & Honor B. Fell; North-Holland publishing Co., Amsterdam & London). pp. 363 - 391.

LOCKSHIN, R.A. (1971) Programmed cell death: Nature of the nervous signal controlling breakdown of intersegmental muscles. J. Insect physiol. 17, 149 - 158.

LOCKSHIN, R.A. & WILLIAMS, C.M. (1964) Programmed cell death. II. Endocrine potentiation of the breakdown of the intersegmental muscles of silkmoths. J. Insect physiol. 10, 643 - 649.

LOCKSHIN, R.A. & WILLIAMS, C.M. (1965 a) Programmed cell death I. Cytology of degeneration in the intersegmental muscles of the Pernyi silkworm. J. Insect physiol. 11, 123 - 133.

LOCKSHIN, R.A. & WILLIAMS, C.M. (1965b) Programmed celld death. III. Neural control of the breakdown of the intersegmental muscles of silkmoths. J. Insect physiol. 11, 601 - 610.

LOCKSHIN, R.A. & WILLIAMS, C.M. (1965c) Programmed cell death IV. The influence of drugs on the breakdown of the intersegmental muscles of silk moths. J. Insect physiol. 11, 803 - 809.

LOCKSHIN, R.A. & WILLIAMS, C.M. (1965d) Programmed cell death. V. Cytolytic enzymes in relation to the breakdown of the intersegmental muscles of silkmoths. J. Insect physiol. 11, 831 - 844.

NOVAK, V.J.A. (1966) ' Insect Hormones ' . pp. 1- 478. (Methuen & Co. Ltd.).

NOVAK, V.J.A. (1966) Les effets morphogénétiques de l'hormone juvénile chez les Insectes. Annales d'Endocrinologie, Paris, 27, 371 - 377.

NUESCH, H. (1952) Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus (Lepidopt.). Rev. Suisse Zool. 59, 294 - 301.

NUESCH, H. (1956) On the relation between nerves and muscles during development of the silkworm Telea polyphemus (Lep.). Proc. 14th Int. Congr. Zool. Copenhagen 1953, pp. 213 - 214.

PATEL, N. & MADHAVAN, K. (1969) Effects of hormones on RNA and protein synthesis in the imaginal wing discs of the Ricini silkworm. J. Insect physiol. 15, 2141 - 2150.

PEREZ, C. (1910) Recherches histologiques sur la métamorphose des muscides (Calliphora erythrocephala Mg.). Arch. Zool. exp. gén. (5), 4, 1- 274.

RANDALL, W.C. (1969) Effects of denervation on insect muscle. 27th Ann. Proc. Electron Microsc. Soc. Amer. (Cité par Runion & Pipa, 1969).

RIDDIFORD, L.M. (1972) Juvenile hormone in relation to the larval-pupal transformation of the cecropia silkworm. Biol. Bull. 142, 310 - 325.

RUNION, H.I. & PIPA, R.L. (1970) Electrophysiological and endocrinological correlates during the metamorphic degeneration of muscle fibre in Galleria mellonella (L). (Lepidoptera). J. Exp. Biol. 53, 9 - 24.

SCHNEIDERMAN, H.A. (1967) Insect surgery. In methods in developmental Biology. (Edtd. by Wilt, F.H. & Wessells, N.K. ; Published by Thomas Y. Crowell Co. N.Y.). pp. 753 - 766.

SEHNAL, F. & MEYER, A.S. (1968) Larval-pupal transformation: control by juvenile hormone. Science. 159, 981 - 983.

SLAMA, K. (1971) Insect juvenile hormone analogues. Ann. Rev. Biochem. 1079 - 1102.

SRIHARI, T. (1970) Etude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de Pieris brassicae L. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.). 6 (4), 1003 - 1014.

SRIHARI, T. (1972) Observations sur le poids et la taille au cours de la croissance et de la métamorphose chez Pieris brassicae (L). Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 8 (2), 359 - 376.

SRIHARI, T. (1972) Anatomie des systèmes musculaire et nerveux et leur evolution au cours du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae (Lep. piéridae). Bull. Soc. Zool. Fr. 97 (1).

STEGWEE, D., KIMMEL, E.C., DE BOER, J.A. & HENSTRA, S. (1963) Hormonal control of reversible degeneration of flight muscles in the colorado potato beetle Leptinotarsa decemlineata Say (Coleoptera). J. Cell. Biol. 19, 519 - 527.

WIGGLESWORTH, V.B. (1956) Formation and involution of striated muscle fibers during the growth and moulting cycles of Rhodnius prolixus (Hemiptera). Quart. J. micr. Sci. 97, 465 - 480.

WIGGLESWORTH, V.B. (1970) Insect hormones. pp. 1 - 179. Oliver & Boyd, Edimbourg.

WILLIAMS, C.M. (1961) The juvenile hormone. II. Its role in the endocrine control of moulting, pupation and adult development in the cecropia silkworm. Biol. Bull. 121, 572 - 585.

WILLIAMS, C.M. & SCHNEIDERMAN, H.A. (1952) The necessity of motor innervation for the development of insect muscle. Anat. Rec. 113, P. 55.

EVOLUTION ULTRASTRUCTURALE DE FIBRES MUSCULAIRES INTERSEGMENTAIRES CHEZ PIERIS BRASSICAE (L), PENDANT LE DERNIER STADE LARVAIRE ET LA NYMPHOSE.

M. AUBER-THOMAY ET T. SRIHARI.

Laboratoire de Cytologie et Laboratoire de Physiologie des Insectes, Université de Paris VI. Laboratoire de Microscopie électronique appliquée à la Biologie, C.N.R.S., Paris.

La dégénérescence des muscles larvaires qui survient lors de la métamorphose chez les Insectes Holométaboles, a fait, ces dernières années, l'objet d'une série de travaux. Les modifications morphologiques qui surviennent alors ont été suivies, au microscope électronique, chez Calliphora erythrocephala (Crossley, 1965, 1968, 1972) et chez Antherea pernyi (Lockshin et Williams, 1965) ; ces derniers auteurs tentent d'analyser l'arsenal enzymatique intervenant dans la destruction des structures musculaires. Le problème d'un contrôle nerveux de la dégénerescence a été abordé chez Galleria mellonella (Runion et Pipa, 1969, 1970). Enfin, chez plusieurs lépidoptères, des expériences de dénervation ont été effectuées (Finlayson, 1960) et des traitements hormonaux ou par différentes drogues ont été essayés (Lockshin, et Williams, 1964, 1965, 1969, 1971) pour tenter d'analyser le mécanisme contrôlant cette dégénérescence musculaire.

Chez les Lépidoptères, la séquence des modifications ultrastructurales que subissent les muscles larvaires n'a cependant pas été analysée avec précision. Nous avons donc entrepris cette étude, à l'aide du microscope électronique, chez la chenille de Pieris brassicae pendant son dernier stade larvaire et lorsque survient la nymphose. Une étude anatomique de l'évolution de ces muscles a déjà été réalisée sur ce même matériel (Srihari, 1972). D'autre part, nous avons recherché si la croissance des fibres musculaires qui accompagne le gigantisme des chenilles, provoqué par l'action de l'hormone juvénile, s'effectue de la même façon que dans le développement normal.

Matériel et méthodes:

Les chenilles de Pieris brassicae ont été élevées de façon standard selon le protocole habituel (Srihari, 1970). Dans ces conditions, le cinquième et dernier stade larvaire, qui nous intéresse ici, dure environ 4 jours 6 heures et la nymphose 10 jours.

Les muscles longitudinaux ventraux du premier segment abdominal ont été

evés toutes les 24 heures au cours du cinquième stade larvaire, puis es les 6 heures pendant les trois premiers jours de la nymphose, avec prélèvements intermédiaires pour les périodes critiques.

La prolongation du cinquième stade larvaire a été obtenue par ication locale d'un analogue de l'hormone juvénile (le Méthyl-3-7-11-éthyl-11-chloro-2-dodécanoate à raison de 1 µl d'une solution huileuse D1% par animal, déposée sur la région dorsale du troisième segment minal d'une larve du cinquième stade venant de muer (Srihari, 1973).

Les fixations ont été effectuées par une solution de glutaraldéhyde tamponnée à pH 7,4, suivie d'un traitement par l'acide osmique à 2% au pH. Les inclusions ont été effectuées dans l'araldite, après déshydrata- par l'alcool. Les coupes ont été colorées par l'acétate d'urane suivi de ate de plomb selon Reynold.

S E R V A T I O N S :

Pendant les deux premiers jours qui suivent la mue larvaire, les les longitudinaux ventraux du premier segment abdominal subissent ccroissement de taille important, passant en moyenne de 0,7 à 1,4 mm de gueur.

Examinée au microscope électronique, chaque fibre musculaire apparaît ouverte par une membrane basale de 1500 à 2000 Å d'épaisseur, cette lame eloppant également les terminaisons des trachées et des nerfs. De profonds s longitudinaux du sarcolemme semblent cliver la fibre sur une grande gueur, donnant, en coupes transversales, l'aspect de deux fibres accolées s une même basale. De plus, de profondes dépressions tubulaires assez ueuses pénètrent profondément dans la fibre constituant le système nsverse (Pl. I, fig. a). Le réticulum sarcoplasmique est formé d'un réseau tubules qui enveloppe les myofibrilles. Ce réticulum sarcoplasmique entre iodiquement en contact avec le système transverse, formant des dyades uées au niveau des extrémités des bandes A. Dans ces dyades, on distingue, re les membranes apposées, une couche des substances dense d'environ 100 Å paisseur qui apparaît discontinue (Pl. V, fig. a).

Le matériel fibrillaire se trouve séparé par ces réseaux du système nsverse et du réticulum sarcoplasmique en paquets plus ou moins irréguliers stituant des myofibrilles. Ce matériel comprend des gros filaments, nviron 200 Å de diamètre, et des filaments fins, de l'ordre de 70 Å de mètre. Chaque gros filament est entouré d'une couronne de 10 à 12 filaments s.

ous remercions le Professeur V.J.A. NOVAK et le Docteur F. SEHNAL de nstitut de Physiologie de l'Insecte de Prague qui nous ont fourni cette stance.

Les sarcomères, de grande taille (7 à 9 µ de longueur), sont limités par des stries Z assez épaisses où l'on ne distingue, noyés dans une substance dense, que des filaments longitudinaux de faible calibre, prolongeant probablement les filaments fins. Ces stries Z ne constituent pas une formation transversale continue dans le matériel contractile mais au contraire des petits îlots d'environ 1000 Å d'épaisseur, qui subdivisent le faisceau de filaments de chaque myofibrille en bouquets plus petits (Pl. I, fig. b).

Pendant cette phase de développement, les fibres musculaires grandissent et les sarcomères ne sont pas toujours en registre, la striation transversale étant souvent perturbée par des clivages de stries Z (Pl. I, fig.b). Les stries Z sont souvent décallées d'une myofibrille à l'autre, ces clivages correspondent très vraisemblablement à l'élaboration de nouveaux sarcomères qui s'intercalent entre ceux qui sont déjà différenciés, comme cela a été montré dans le développement des muscles du vol de Diptères (Auber,1969).

D'autre part, de nombreuses mesures effectuées sur la bande A montrent que les gros filaments s'allongent, passant en moyenne de 2,5 à 3, 8 µ (Pl. II, fig. a et b et Fig I).

De nombreuses mitochondries, à crêtes assez lâches sont localisées entre les myofibrilles. Les noyaux allongés, à gros nucléoles denses, se trouvent répartis sous le sarcolemme et dans les espaces interfibrillaires. Enfin, pendant cette période, quelques microtubules sont présents à la périphérie des myofibrilles.

Au début du troisième jour, la croissance des fibres musculaires cesse brusquement et elles commencent à se raccourcir; leur longueur diminue progressivement jusqu'à la nymphose, passant en moyenne de 1,4 à 0,6 mm. Ce phénomène s'accompagne d'un plissement régulier du sarcolemme qui semble rester rattaché au niveau des stries Z par des invaginations du système transverse. Ce système transverse se remplit d'une substance dense et s'évase en larges vacuoles occupant le centre de la fibre (Pl. V). La lumière de ces vacuoles est garnie d'une basale épaisse doublant la membrane plasmique. Des hémidesmosomes comparables à ceux que l'on trouve également à la périphérie de la fibre du même type que ceux qui ont été décrits chez des larves de Diptères (Crosseley, 1972)- rattachent de place en place la membrane plasmique à la lame basale (Pl. V, fig. a).

Les myofibrilles s'amincissent progressivement laissant entre elles de larges travées claires. Il est vraisemblable qu'il se produit une disparition des myofilaments périphériques. En effet, il n'est pas rare d'observer

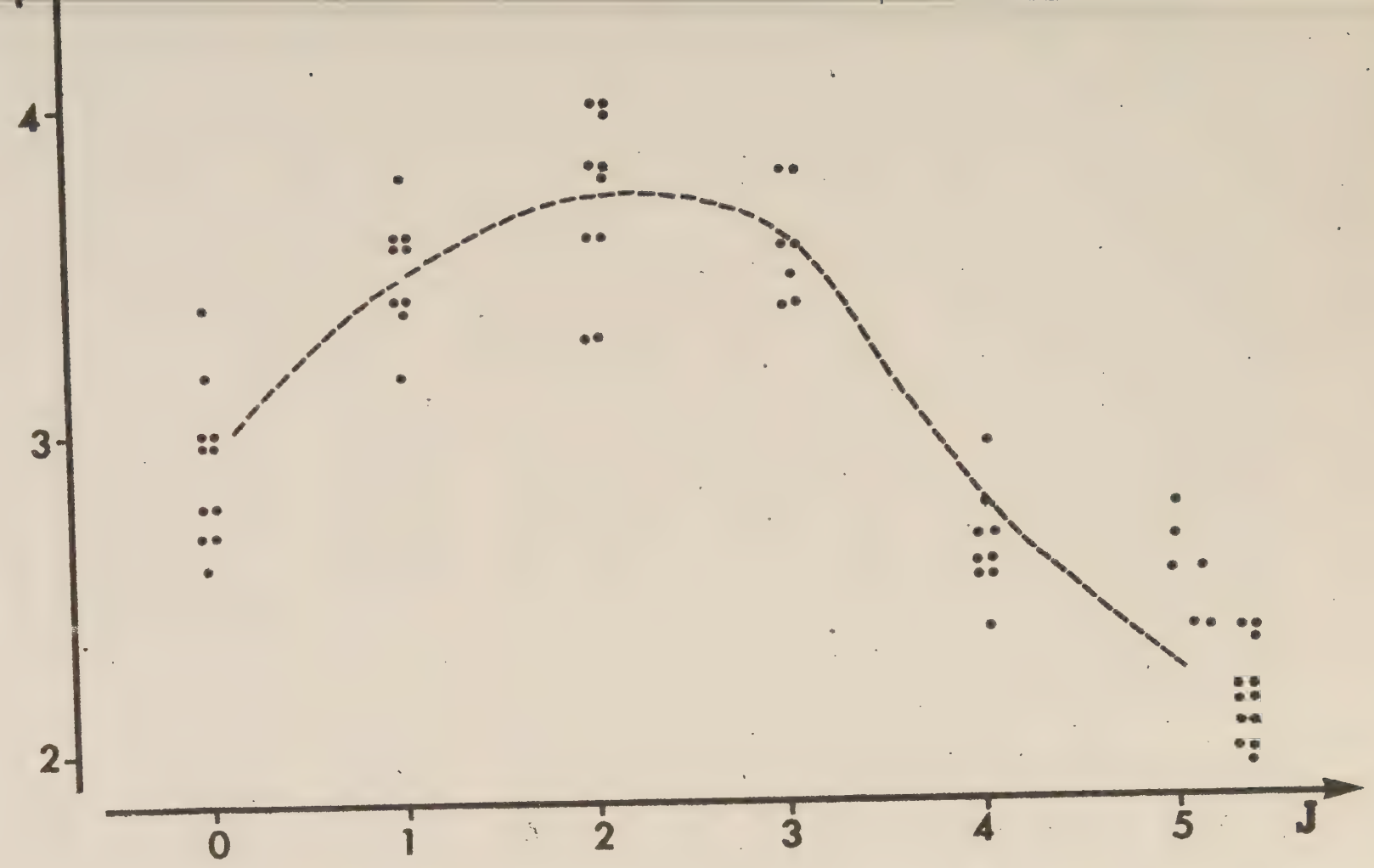


Figure: (1).

Variation de la longueur moyenne des filaments de myosine des muscles longitudinaux ventraux du premier segment abdominal de Pieris brassicae,

à ce stade, surtout vers le bord des faisceaux fibrillaires, des gros filaments dont le calibre est anormalement faible, même au niveau de la strie M. Le quatrième jour, certaines myofibrilles prennent des aspects de supercontraction avec interpénétration des gros myofilaments d'un sarcomère à l'autre, entre les formations Z, et désorganisation partielle du matériel fibrillaire (Pl. IV). Des mesures effectuées sur des myofibrilles restées d'aspect normal montrent que les gros filaments diminuent considérablement de taille, passant de 3,8 à 2,3 µ de longueur, tandis qu'ils s'épaississent (Pl. II et Pl. III, fig. a). Vers le 2 ème jour de la nymphose, les gros filaments disparaissent brusquement laissant parfois vers le milieu du sarcomère une trainée de matériel dense (Pl. III, fig.b). Les filaments fins persistent plus longtemps; on les trouve encore en place, rattachés aux stries Z, deux jours après le début de la nymphose.

Pendant la fonte du matériel fibrillaire, le nombre des microtubules s'accroît et on en observe progressivement dans toutes les régions du sarcoplasme à mesure que les myofibrilles disparaissent (Pl. VI).

Les mitochondries disparaissent également laissant à leur place des sortes de vacuoles claires et parfois des figures myéliniques les remplacent. Les noyaux s'arrondissent et deviennent fréquemment lobés; les pores nucléaires sont très marqués.

Au stade ultime de la dégénérescence, les muscles ne sont plus représentés que par quelques minces cordons dont le sarcoplasme renferme de nombreux microtubules et à la surface desquels des noyaux font hernie, soulevant la membrane plasmique.

Au cours de ces remaniements de la fibre, les terminaisons nerveuses et les trachées se trouvent englobées dans des replis du sarcolemme et finalement on les rencontre souvent emprisonnées au centre de la fibre. Les terminaisons nerveuses conservent un aspect fonctionnel, elles renferment notamment de nombreuses vésicules présynaptiques.

L'application de l'analogue de l'hormone juvénile sur des larves du cinquième stade larvaire retarde leur nymphose de deux à quatre jours, selon les sujets traités; on obtient ainsi des chenilles géantes dont les muscles ventraux du premier segment abdominal, qui sont seuls considérés ici, atteignent 2mm. de longueur au troisième jour de la vie larvaire, alors que normalement ils n'excèdent jamais 1,4 mm. L'examen de ces muscles au microscope électronique montre que cette hypertrophie ne correspond pas à un accroissement de la taille des sarcomères. La longueur des gros myofilaments

augmente jusqu'à la fin du deuxième jour du cinquième stade larvaire, puis, comme dans le développement normal, ils commencent à raccourcir, mais beaucoup plus lentement et leur dégénérescence finale est ainsi retardé, comme la nymphose.

DISCUSSION et CONCLUSIONS:

L'allongement des fibres musculaires qui se produit pendant les deux premiers jours du cinquième stade larvaire, correspond à la formation de nouveaux sarcomères comme le suggèrent les clivages de stries Z, et aussi à un accroissement de leur taille. En particulier, les gros myofilaments, que l'on peut mesurer individuellement sur coupes longitudinales, s'allongent très probablement par adjonction de molécules de myosine à leurs extrémités. Un phénomène semblable a été signalé au cours de la croissance des muscles du vol de Diptères (Auber, 1969). En ce qui concerne les myofilaments fins, il est très difficile d'en effectuer la mesure, en raison de leur faible calibre et du fait que les limites de la bande H ne sont jamais distinctes: dans ce type de muscle, en effet, les myofilaments de chaque sarcomère ne sont pas rangés selon un alignement transversal régulier. Il apparaît cependant très probable qu'un allongement des myofilaments fins s'effectue simultanément à celui des gros.

La prolongation du cinquième stade larvaire par application d'analogue de l'hormone juvénile ne provoque pas d'accroissement supplémentaire des gros myofilaments qui ne semblent donc pas pouvoir dépacer une taille limite. Toutefois, la longueur des fibres musculaires augmentent, il est probable que les faisceaux myofibrillaires s'allongent encore par formation de nouveaux sarcomères.

Lorsqu'au début du troisième jour, les fibres musculaires commencent à se raccourcir, on constate au contraire une diminution progressive de la longueur des sarcomères. Il est vraisemblable que le raccourcissement des gros filaments correspond cette fois à une perte de molécules de myosine qui s'effectue d'abord vers leurs extrémités. Ensuite, il semble que ce soit sur toute la longueur des filaments que les molécules de myosine perdent leur cohésion. L'augmentation apparente de calibre de ces filaments correspondrait à un desserrement progressif de leurs molécules de myosine. Enfin, la désaggrégation de ces molécules se ferait très rapidement, ce qui expliquerait la brusque disparition des gros filaments sans qu'il soit possible de saisir d'étape intermédiaire.

Il est vraisemblable que les myofilaments fins se raccourcissent simultanément au gros, ainsi, lorsque le maximum de ponts transversaux réagit avec l'actine, la longueur du sarcomère décroît.

D'autre part, le raccourcissement des fibres musculaires semble, au moins dans sa phase ultime s'accentuer par une contraction et même une supercontraction des sarcomères. Cette supercontraction finale entraine généralement une désorganisation du matériel contractile. Cependant, il n'est pas exclus que de tels phénomènes puisse se produire dans des conditions normales, les stries Z ne constituant pas un diaphragme continu entre les sarcomères mais seulement des îlots entre lesquels peuvent s'engager les gros myofilaments. De telles supercontractio physiologiques ont été décrites dans les muscles de larves de Calliphora dont les stries Z sont une structure fenestrée (Osborne, 1967), dans des muscles viscéraux de Glossina (Rice, 1969) et chez Balanus (Hoyle, 1965) ; dans ce dernier cas, la structure de la strie Z est très semblable à celle de Pieris.

Toutefois nous n'avons observé ces contractures qu'au cours de la nymphose. Elles sont peut-être déclenchées par une libération massive d'ions Ca^{++} par le réticulum sarcoplasmique en cours d'alteration, mais il est difficile d'écarter totalement l'hypothèse d'artefacts survenant lors de la fixation.

Comme nous l'avons décrit, les premiers symptômes de dégénérescence se manifestent par un gonflement du système transverse qui se vacuolise et se remplit d'une substance dense. Ce phénomène, déjà été observé au cours de la dégénérescence de muscles segmentaires de Rhodnius (Auber, 1967), apparaît en relation avec la raréfaction du matériel fibrillaire. Il est possible qu' une partie du matériel fibrillaire dégradé soit éliminée dans ces vacuoles, puis dans le milieu interne de la larve et soit même suceptible d'être réutilisée par la suite pour l'élaboration de nouveaux muscles. Remarquons que, au cours de la distention du système transverse en formations vacuolaires, la membrane plasmique qui le limite se double d'une basale qui, comme on l'observe à la surface de la fibre et comme cela a été signalé chez les Diptères (Crossley, 1972), est rattachée à la membrane plasmique par des sortes d'hémidesmosomes.

Pendant cette dégénérescence, nous n'avons jamais observé de lysosomes comme cela a été signalé dans les muscles larvaires d'Antherea (Lockshin et Williams, 1965). L'absence de lysosomes est également constatée dans les muscles larvaires en dégénérescence chez Calliphora (Crossley,1972), ce qui nous

amène à penser, comme ce dernier auteur, que les protéines contractiles de ces muscles larvaires ne seraient pas dégradées complètement jusqu'au stade acides aminés mais qu'elles pourraient éventuellement être réutilisées telles quelles pour la fabrication des muscles de l'adulte.

RESUME:

Les modifications ultrastructurales qui surviennent dans les muscles longitudinaux ventraux du premier segment abdominal de Pieris brassicae (L) au cours du dernier stade larvaire et de la nymphose sont décrites.

Trois phases successives sont considérées:

- La phase de croissance, caractérisée par l'allongement des myofibrilles qui se fait, d'une part par augmentation du nombre de sarcomères et d'autre part par allongement des myofilaments.

- La phase de décroissance qui va jusqu'à la nymphose et se caractérise par la diminution de longueur des myofilaments et une supercontraction finale des sarcomères.

La phase de dégénérescence, au début de la nymphose, caractérisée par la fonte du matériel fibrillaire. Les gros myofilaments disparaissent les premiers et les structures Z en dernier; la fibre se remplit de microtubules orientés comme l'était le matériel fibrillaire. Simultanément, on observe un gonflement du système transverse qui se vacuolise; le produit remplissant ces vacuoles proviendrait très vraisemblablement de l'élimination hors de la cellule musculaire du matériel fibrillaire dégradé.

L'application d'un analogue de l'hormone juvénile déclenche un gigantisme des muscles larvaires; l'allongement des myofibrilles au-delà des limites normales semblerait correspondre uniquement à une augmentation du nombre des sarcomères.

SUMMARY:

The ultrastructural modifications occurring in the longitudinal muscles of the first abdominal segment of Pieris brassicae (L), during the last larval period and the pupation, have been described.

Three successive phases may be distinguished:

- A growth phase, characterised by the lengthening of myofilaments and an increase in the number of sarcomeres.

- A decreasing phase, in the beginning of the pupal period is distinguished by a shortening of the myofilaments and a final supercontraction of the sarcomeres.

- A degenerating phase on the onset of pupal period is characterised by the melting of fibrillar material. The thick filaments disappear first and the Z discs at last. Then, microtubules appear in the whole sarcoplasme, lengthened all along the fiber in the place of myofibrillar formations. Simultaneously, transverse system swells and forms large vacuoles; the material filling these vacuoles would probably be made of degraded fibrillar material thrown out of the muscle cell.

The application of a juvenile hormone analogue initiates a gigantic growth in the larval muscles. The lengthening of myofilaments beyond the normal limits in these muscles seems to correspond only to an increase in the number of sarcomeres.

BIBLIOGRAPHIE:

1. AUBER J., 1969. La myofibrillogenèse du muscle strié. I. Insectes. J. Microscopie, 8, 197-232.
2. AUBER-THOMAY M., 1967. Modifications ultrastructurales au cours de la dégénérescence et de la croissance des fibres musculaires chez un Insecte. J. Microscopie, 6, 627-638.
3. CROSSLEY A.C., 1965. Transformations in the abdominal muscles of the blue blowfly , Calliphora erythrocephala (Meig), during metamorphosis. J. Embryol. exp. Morph. 14, 89-110.
4. CROSSLEY A.C., 1968. The fine structure and mechanism of breakdown of larval intersegmental muscles in the blowfly Calliphora erythrocephala. J. Insect Physiol., 14, 1389-1407.
5. CROSSLEY A.C., 1972. Ultrastructural changes during transition of larval to adult intersegmental muscle at metamorphosis in the blowfly Calliphora erythrocephala. I. Dedifferentiation and myoblast fusion. J. Embryol. exp. Morph., 27, 43-74.
6. CROSSLEY A.C., 1972. Ultrastructural changes during transition of larval to adult intersegmental muscle at metamorphosis in the blowfly Calliphora erythrocephala: II. The formation of adult muscle. J. Embryol. exp. Morph. 27, 75-101.
7. FINLAYSON L.H., 1956. Normal and induced degeneration of abdominal muscles during the metamorphosis of Lepidoptera. Q. J. Microsc. Sci., 97, 215-233.
8. HOYLE G., Mc LEAR J.H., SELVERSTON A., 1965. Mechanism of supercontraction in a striated muscle. J. of Cell Biol., 26, 621-640.

9. LOCKSHIN R.A., WILLIAMS C.M., 1965 a. Programmed cell death: -I. Cytology of degeneration in the intersegmental muscles of Antherea pernyi, silkmoth. J. Insect Physiol., 10, 123-133.

10. LOCKSHIN R.A., WILLIAMS C.M., 1965 b. Programmed cell death. III. Neural control of the breakdown of the intersegmental muscles of silkmoths. J. Insect Physiol., 11, 601-610.

11. LOCKSHIN R.A., WILLIAMS C.M., 1965 c. Programmed cell death.- IV. The influence of drugs on the breakdown of the intersegmental muscles of silkmoths. J. Insect Physiol., 11, 803-809.

12. LOCKSHIN R.A., WILLIAMS C.M., 1965 d. Programmed cell death - V. Cytolytic enzymes in relation to the breakdown of intersegmental muscles of silkmoths. J. Insect Physiol., 11, 831-844.

13. LOCKSHIN R.A., 1969 a. Programmed cell death. Activation of lysis by a mechanism involving the synthesis of protein. J. Insect Physiol., 15, 1505-1516.

14. LOCKSHIN R.A., 1969 b. Lysosomes in Biology and Pathology, 1, 363-391. (Dingle and Fell, ed.).

15. LOCKSHIN R.A., 1971. Programmed cell death. Nature of the nervous signal controlling breakdown of intersegmental muscles. J. Insect.Physiol., 17, 149-158.

16. OSBORNE M.P., 1967. Supercontraction in the muscles of the blowfly larva: an ultrastructural study. J. Insect Physiol., 13, 1471-1482.

17. REYNOLDS E.S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17, 208-212.

18. RICE M.J., 1970. Supercontracting and non supercontracting visceral muscles in tsetse fly Glossina austeni. J. Insect Physiol., 16, 1109-1122.

19. RUNION H.I., PIPA R.L., 1970. Electrophysiological and endocrinological correlates during the metamorphic degeneration of a muscle fibre in Galleria mellonella (Lepidoptera). J. Exp. Biol., 53, 9-24.

20. SRIHARI,T., 1970. Etude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de Pieris brassicae (L). Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.) 6, 1003-1014.

21. SRIHARI,T., 1972. Observations sur le poids et la taille au cours de la croissance et de la métamorphose chez Pieris brassicae (L). Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.), 8, 359-376.

SRIHARI T., 1972. Anatomie des systèmes musculaire et nerveux et leur évolution au cours du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae (Lepidoptera : Pieridae). Bull. Soc. Zool. Fr. 97, 133-147.

SRIHARI T., 1973. Effects of Insect hormones on the growth and degeneration of muscles in Pieris brassicae (L). (Sous presse).

LEGENDES DES PLANCHES

Toutes les micrographies se rapportent aux muscles longitudinaux ventraux du premier segment abdominal de chenille de Pieris brassicae (L).

Planche I.

Un jour après le début du cinquième stade larvaire.

Fig. a. - Coupe transversale ; les travées vésiculeuses du système transverse du réticulum sarcoplasmique découpent le matériel contractile en fisceaux irréguliers assez mal délimités. Les gros myofilaments sont répartis suivant un arrangement hexagonal assez régulier, chacun étant entouré de 10 à 12 filaments fins au niveau de la bande A (A). Bande H bien distincte (H). Quelques microtubules (flêches) sont présents à la périphérie des faisceaux de myofilaments; X 58 800.

Fig. b. - Coupe longitudinale montrant la structure discontinue et irrégulière des stries Z (Z), les limites peu précises de la bande A, l'impossibilité de distinguer la bande H en raison de l'arrangement transversal irrégulier des myofilaments. Noter la présence d'une strie Z en cours de clivage (flêche) correspondant vraisemblablement au début de la formation d'un nouveau sarcomère; X 21 600.

Planche II.

Fig. a et b. - Coupes longitudinales montrant la diminution de longueur et l'épaississement des gros myofilaments entre le début du deuxième jour du cinquième stade larvaire (Fig. a) et le premier jour suivant le début de la nymphose (Fig. b) ; X 21 800.

Fig. c et D. - Coupes transversales des stades correspondants montrant l'épaississement et la raréfaction des gros myofilaments. Fig. c: début du deuxième jour du cinquième stade larvaire ; Fig. d : 24 heures après le début de la nymphose ; microtubules (m) ; X 81 000.

Planche III

Fig. a - Coupe longitudinale, 5 heures après le début de la nymphose. Noter l'épaississement des gros myofilaments et l'aspect ondulé des myofilaments fins; X 32 700.

Fig. b. - Coupe longitudinale, 24 heures après le début de la nymphose. Seuls persistent les myofilaments fins rattachés aux stries Z très épaissies. Les gros myofilaments ont disparu : observer à leur place des amas allongés de substance dense et l'apparition de microtubules à la périphérie de la myofibrille; X 32 200.

Planche IV.

- Coupe longitudinale, quelques heures après le début de la nymphose. Supercontraction avec passage des gros filaments entre les stries Z, entrainant une désorganisation partielle du matériel fibrillaire; 46 000.

Planche V.

7 à 9 heures après le début de la nymphose.

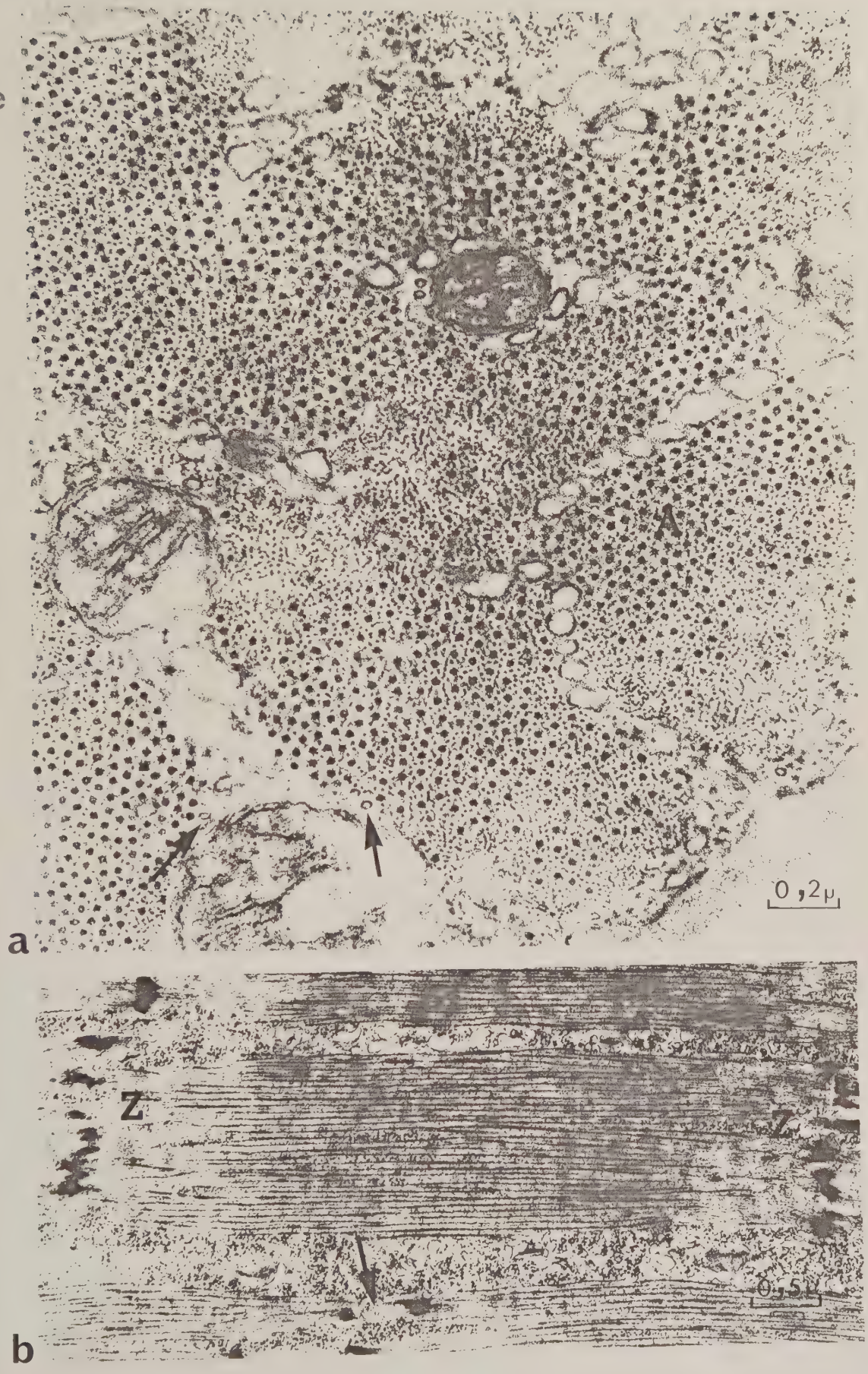
Fig. a. - Coupe longitudinale : de larges vacuoles (V), correspondant à des épaississements du système transverse, apparaissent vers le centre de la fibre. Ces vacuoles sont remplies d'une substance granuleuse dense. Des hémidesmosomes (flêches) rattachent la lame basale qui borde ces vacuoles à la membrane sarcoplasmique. Noter la présence de dyades (d) le long des canaux du système transverse, même dans les régions où il est dilaté en vacuole; X 36 000.

Fig. b. - Coupe transversale : les faisceaux de myofilaments deviennent moins compacts et laissent entre eux de larges travées claires où des microtubules sont de plus en plus abondants; X 61 800.

Planche VI.

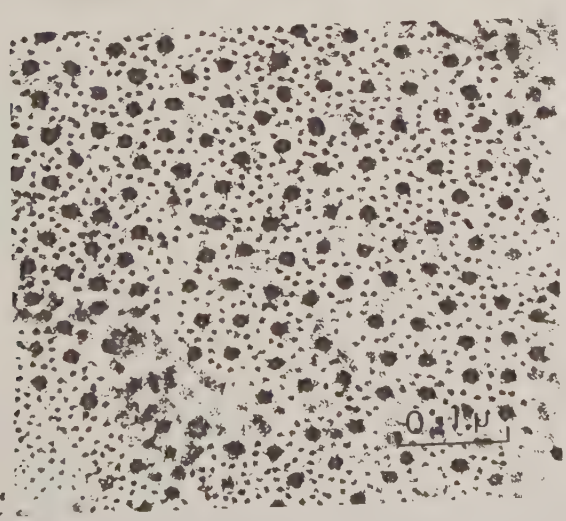
- Coupe longitudinale, 24 heures après le début de la nymphose. Les myofilaments gros et fins ont disparu. Noter seulement des bouquets denses de très fins filaments correspondant vraisemblablement au reste des stries Z (Z). De très nombreux microtubules, souvent sinueux, s'allongent dans le sarcoplasme assez densément vacuolisé. X 48 200.

che

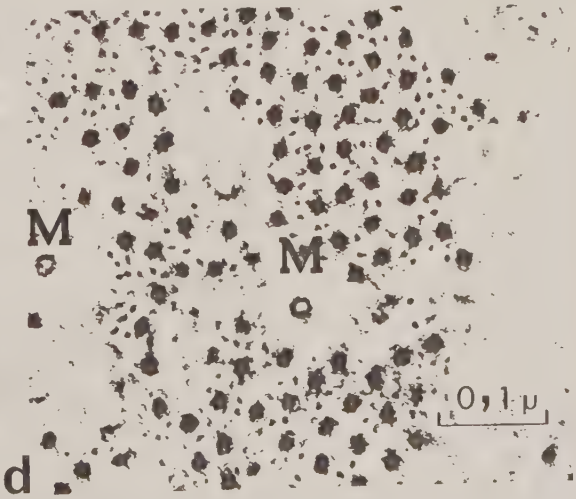


a

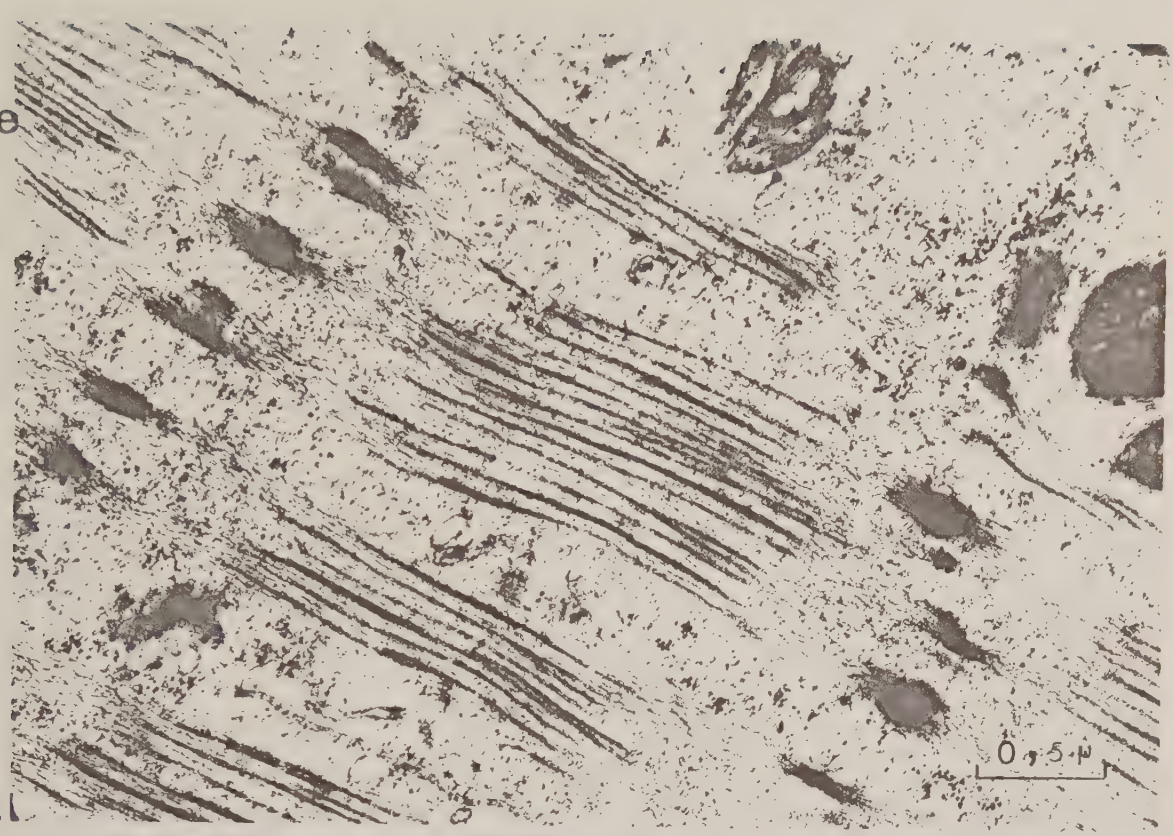
b

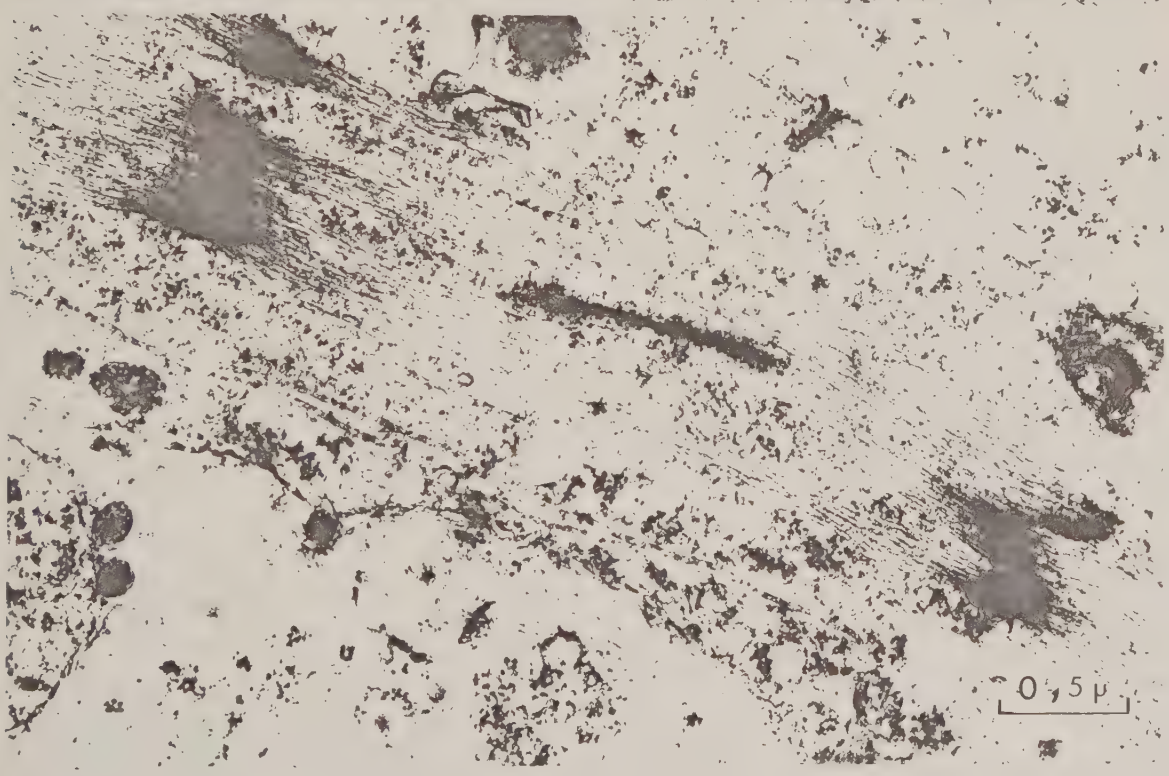


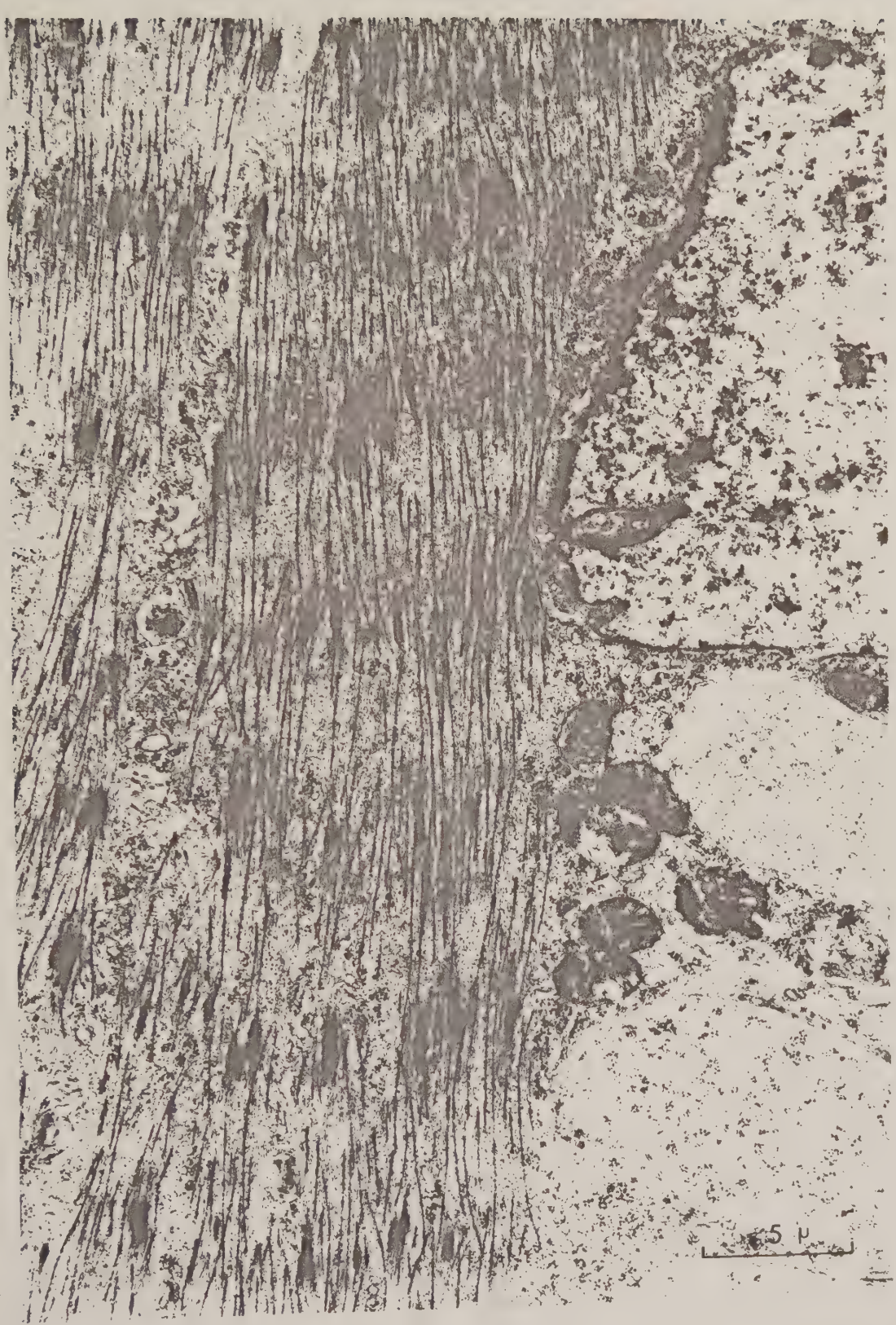
c



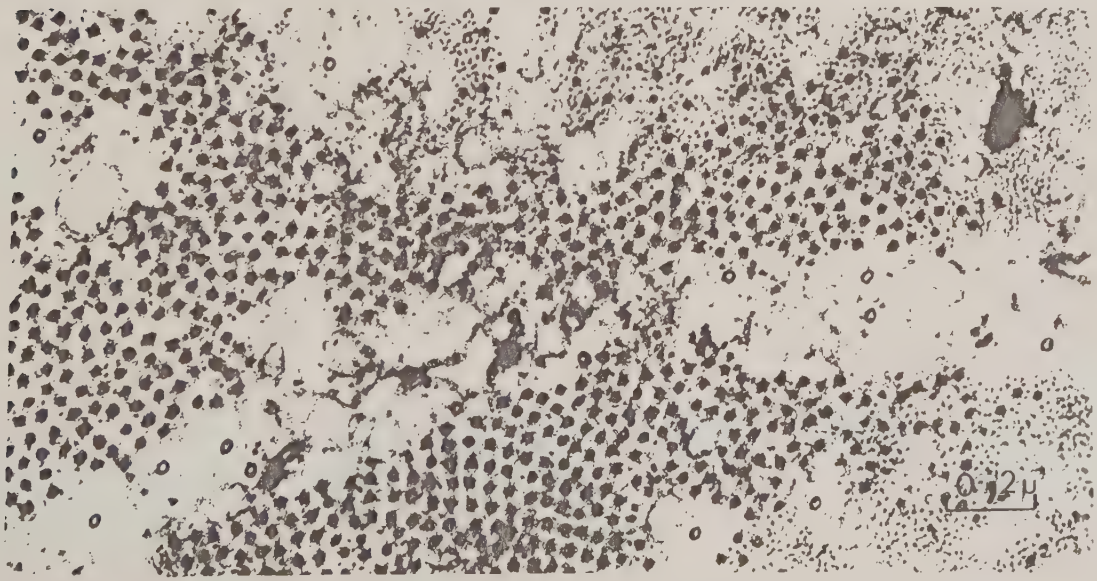
d


0,5 µ


0,5 µ


5 μ

che



nche
6

ARTICLE DE SYNTHESE.

" Croissance, évolution musculaire et actions hormonales au terme du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae (L) (Lepidoptera : Pieridae)".

INTRODUCTION:

Au cours du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae (Lepidoptera : Pieridae) le poids et la taille de l'animal subissent des variations importantes, ainsi que la plupart des tissus. Comme chez tous les Holométaboles, ce développement post-embryonnaire comporte une série d'étapes bien définies : période larvaire, période nymphale durant laquelle s'accomplit la métamorphose, puis période imaginale. Ces différentes étapes sont entrecoupées par des mues que contrôlent l'hormone juvénile sécrétée par les corpora allata et les ecdysones secrétés par les glandes dites prothoraciques. Le cerveau joue un rôle neuro-endocrine dans le contrôle de la production de ces hormones. La période larvaire est principalement caractérisée par la consommation, la croissance et l'augmentation en masse jusqu'à la taille optimale qui est caractéristique de chaque espèce. Une chenille consomme 20 fois son poids sec de nourriture pour atteindre le stade de la chrysalide, (ERLICH et RAVEN, 1967). Ainsi la consommation, la digestion et l'utilisation de la nourriture ingérée apparaissent comme les meilleurs critères pour l'étude de la croissance. Les lois quantitatives de la croissance des Insectes ont été établies, grâce aux travaux de TEISSIER (1931). Classiquement, la croissance linéaire chez les Insectes est limitée à la période de la mue ; ceci se traduit par une courbe discontinue. Cependant, chez les chenilles la croissance en poids et en taille s'effectue de façon continue même pendant l'intermue car la cuticule dans la région du thorax et de l'abdomen reste molle et permet la croissance. SCHNEIDERMAN et GILBERT (1964) pensent que l'augmentation de volume du tégument et des organes internes s'effectue pendant l'intermue sans multiplication des cellules ; celle-ci serait périodique et limitée à la période située immédiatement avant ou après la mue. Ce type de croissance a été peu étudié. Certains détails concernant les relations existant entre le poids, la taille et les changements en proportions de corps des chenilles restent obscurs. Tous ces phénomènes sont également contôlée par des mécanismes endocrines.

Le début de la métamorphose est marqué par la réduction du poids frais et de la taille des animaux. Les animaux préparent la mue nymphale qui s'effectue sous l'action de l'hormone de mue ou ecdysone, mais en l'absence totale ou en présence d'une très faible quantité d'hormone juvénile. Ce sont les changements du taux d'ecdysone et d'hormone juvénile (voir WIGGLESWORTH, 1970) qui entraîneraient la métamorphose. A cette époque, la plupart des tissus larvaires se préparent à la dégénérescence et la formation des tissus nécessaires à la vie de l'adulte débute.

On sait qu'une chenille présente un système musculaire constitué de nombreux muscles (LYONET, 1762). La plupart de ces muscles se préparent à la dégénérescence à la mue nymphale, mais certains d'entre eux persistent pendant toute la métamorphose et ne dégénèrent chez l'adulte qu'après son émergence. Comment et pourquoi ces muscles dégénèrent-ils ?. On constate chez Pieris brassicae (KARLINSKY et SRIHARI, 1972) que les glandes prothoraciques après une chute brusque de leur taille à la mue nymphale persistent et ne disparaissent que chez les adultes. Les glandes prothoraciques et les muscles persistants sont-ils soumis aux mêmes lois lors de la métamorphose ? . Les différents problèmes soulevés dans cette introduction ont servi d'idée directrice dans ce travail. Nous avons cherché à établir les relations existant entre la consommation, la croissance, l'évolution de différents tissus et les contrôles hormonaux règlant cette évolution. Cette étude a été abordée chez Pieris brassicae par des méthodes biométriques, anatomiques, histologiques, ultrastructurales et expérimentales. Les résultats obtenus ont été analysés et discutés dans l'ensemble des notes ici présentées.

RESULTATS ET DISCUSSION:

I. CONSOMMATION DE NOURRITURE ET CROISSANCE CELLULAIRE AU COURS DES TROIS DERNIERS STADES LARVAIRES.

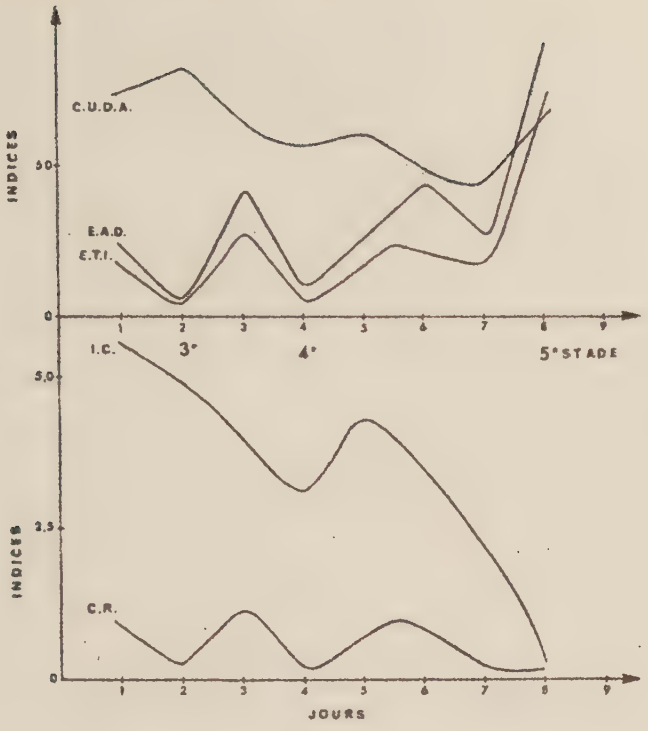
On peut diviser la vie larvaire de Pieris brassicae (L) en trois périodes bien définies; la période de croissance, la période de décroissance et la période de la mue nymphale. Durant la période de croissance, une chenille de Pieris brassicae consomme plus de huit fois son poids frais de nourriture. Pendant la période de décroissance, elle cesse de manger et son poids frais ainsi que sa longueur commencent à diminuer. Ces changements, de même que la baisse du taux de l'hormone juvénile, interviennent lors de la préparation de la mue nymphale.

Les observations faites au cours des trois derniers stades larvaires nous ont indiqué que l'indice de consommation $I.C. = \frac{P.N.C.}{p.C. \times P.M.A.}$ (P.N.C. = Poids frais ou sec de nourriture consommée ; p.C. = période de consommation ; P.M.A. = Poids moyen (frais ou sec) de l'animal pendant la période de consommation), le coefficient d'utilisation digestive approximatif $C.U.D.A. = \frac{P.N.I. - P.F.}{P.N.I.} \times 100$ (P.N.I.= Poids de nourriture ingérée ; P.F.= Poids de fèces), décroissent tandis que l'efficacité de transformation de la nourriture ingérée $E.T.I. = \frac{G.P.}{P.N.I.} \times 100$ (G.P.= Gain de poids), et l'efficacité d'assimilation de la nourriture digérée transformée en matière corporelle $E.A.D. = \frac{G.P.}{P.N.I. - P.F.} \times 100$ augmentent du 3ème au 5ème stade larvaire. La croissance relative $C.R. = \frac{G.P.A.}{D.C. \times P.M.A.}$ (G.P.A = Gain de poids - frais ou sec - d'un animal pendant la période de consommation ; D.C. = Durée de consommation - en jours), montre une légère augmentation au 4ème stade et diminue ensuite au 5ème stade larvaire.

Ces indices de consommation, d'utilisation et de croissance varient également à l'intérieur de chaque stade larvaire selon l'état physiologique de l'animal. (voir figure-I).

L'indice de consommation (I.C.) et le coefficient d'utilisation digestive approximatif (C.U.D.A.) ne correspondent pas avec l'E.T.I., l'E.A.D. et la C.R. sauf durant quelques jours. Le seul jour où tous les indices montrent une augmentation par rapport au jour précédent est le 1er jour du 5ème stade (Fig. I et 2). Le même jour nous trouvons la plus grande augmentation de l'I.C. et la plus grande augmentation de la C.R. Le reste du temps I.C. montre une diminution par rapport au jour précédent. Ceci est dû au fait que l'augmentation du poids moyen de l'Insecte est supérieure à l'augmentation de la nourriture consommée. Mais le 1er jour du 5ème stade nous trouvons une augmentation en poids de nourriture consommée beaucoup plus importante que l'augmentation en poids moyen de l'Insecte ; cette relation inverse est responsable de l'augmentation de l'I.C. L'efficacité de l'aliment consommé diminue avec l'augmentation de la durée des stades successifs.

La croissance relative (C.R.) décroît le 2ème jour des 3ème et 4 ème stades larvaires ; cependant le 5ème stade larvaire montre une augmentation les 2 premiers jours, suivie d'une diminution les 2 jours suivants. Le dernier jour du dernier stade nous remarquons une grande augmentation de l'E.T.I. et de l'E.A.D. Ce jour-là, les larves se nourrissent seulement pendant



1, Courbes de variation des indices C.U.D.A., E.A.D., E.T.I., I.C. et C.R. en fonction de l'âge des larves de *Pieris brassicae* (L.). (L'échelle des indices I.C. et C.R. est 20 fois plus grande que l'échelle des indices C.U.D.A., E.A.D. et E.T.I.)

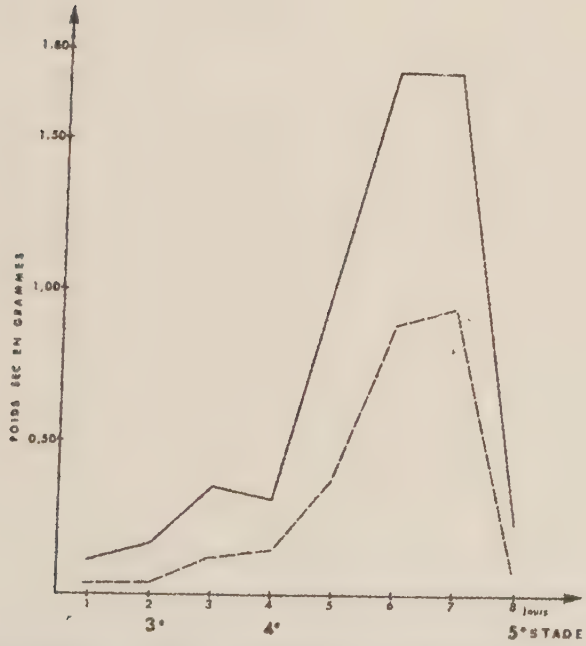


Fig. 2, Courbe de variation du poids de nourriture consommée et du poids de fèces émises en fonction de l'âge des larves de *Pieris brassicae* (L.).

———— Poids de nourriture consommée.

..... Poids de fèces émises.

2 ou 3 heures puis elles demeurent immobiles et se préparent à la pupaison. Cette immobilité ainsi que l'arrêt de prise de nourriture durant la presque totalité du dernier jour pourrait être responsable de la diminution d'énergie nécessaire à la survie et de l'augmentation correspondante de l'E.T.I. et de l'E.A.D.. Au cours du dernier stade larvaire, il doît exister un dispositif physiologique capable d'effectuer la transformation de la presque totalité de la nourriture digérée en matière corporelle et d'accumuler l'énergie nécessaire à la survie de la chrysalide (SRIHARI, 1970).

D'après GORDON (1959), chez des rats, l'efficacité de la transformation de la nourriture en matière vivante diminue avec l'augmentation du poids du corps ; lorsque le poids des rats est multiplié par deux, la surface d'absorption intestinale est multipliée par 1,8. EVANS (1962) suggère qu'il pourrait y avoir une relation analogue chez les Insectes.

Nos observations chez Pieris brassicae ont montré que la surface interne de l'intestin moyen augmente d'un stade à l'autre, mais elle prend son importance maximum au cours du 5ème et dernier stade (Fig.3). Ces variations de surface de l'intestin moyen montrent un très fort coefficient de corrélation avec celles de la quantité de nourriture consommée (r= 0,90), mais pas avec celles de l'indice d'utilisation (E.A.D. ; r= 0,41). D'ailleurs il y a une faible corrélation entre le poids de la nourriture consommée et le poids frais de l'animal (r = 0,45).

En ce qui concerne la taille des cellules épithéliales de l'intestin moyen, aucune corrélation significative n'a pu être établie avec les différentes variables envisagées pour la surface interne, pas plus qu'avec la taille de l'animal (voir tableau I). Le taux d'utilisation de la nourriture consommée né dépend donc pas seulement de la surface disponible mais de l'efficacité d'absorption de la nourriture digérée, de la qualité de la nourriture et de l'état physiologique de la larve (WALDBAUER, 1968).

Durant les trois derniers stades larvaires, les observations relatives à la croissance cellulaire de certains tissus nous ont indiqué que la taille des oenocytes, des cellules du corps gras et des cellules épidermiques augmentent d'un stade à l'autre. Le coefficient de corrélation entre, d'une part la taille des oenocytes et des cellules du corps gras et, d'autre part, le poids frais, la longueur de l'animal, la longueur et la largeur du 1er segment abdominal et la taille de la glande prothoracique est plus significatif que celui des cellules épidermiques avec ces mêmes variables. On constate également qu'au cours des trois derniers stades larvaires c'est la taille des oenocytes qui est le plus étroitement lié

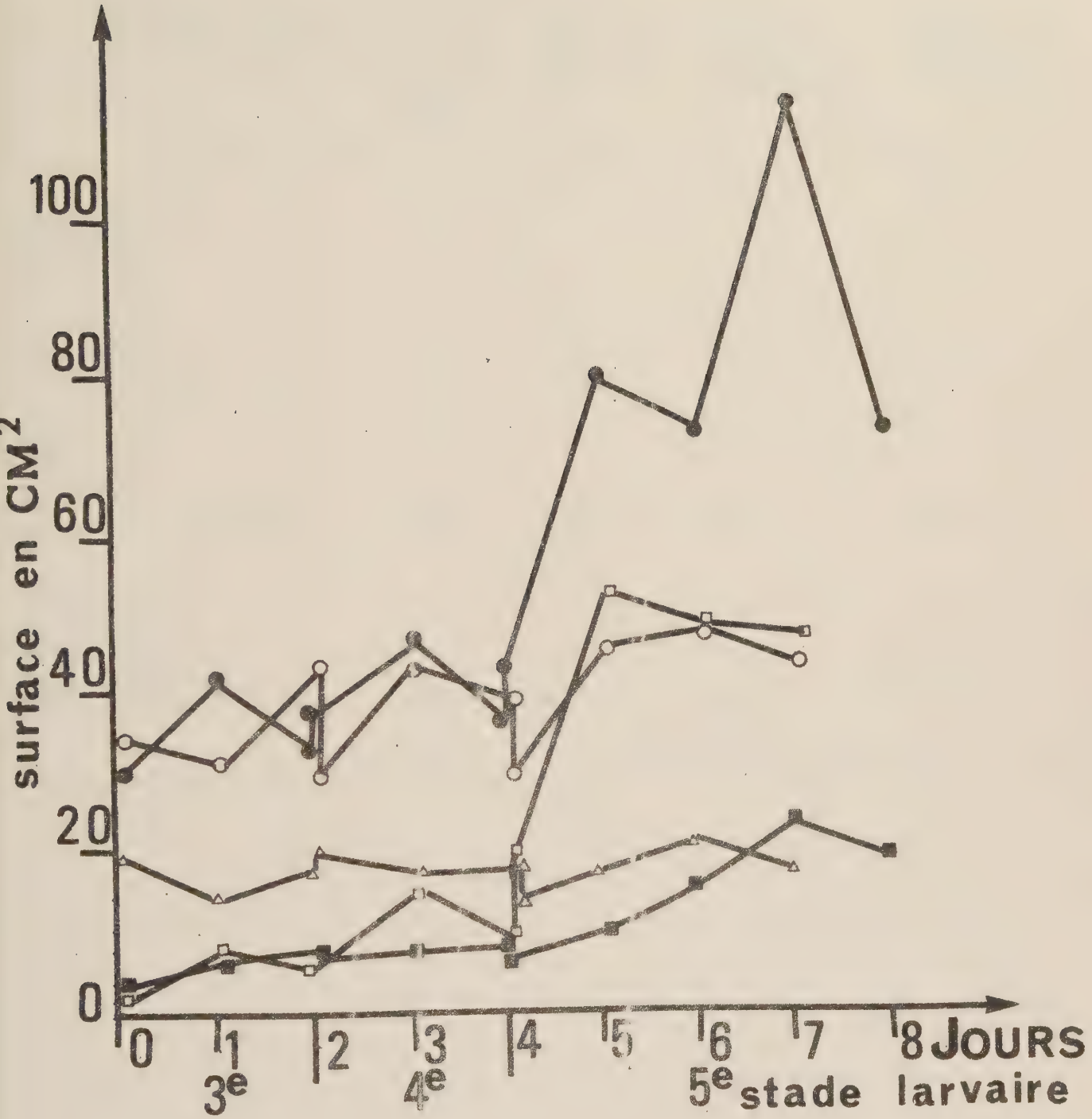


Figure 3: Variations de la surface des cellules épidermiques ○, des cellules du corps gras ■, des oenocytes ●, des cellules épitheliales de l'intestin moyen △, et de la surface interne de l'intestin moyen □ au cours des trois derniers stades larvaires de Pieris brassicae (L).

TABLEAU-II. Coefficients de corrélations pour des trois derniers stades larvaires de Pieris brassicae L.

X / Y	Poids de l'animal	longueur de l'animal	longueur du ler segment abdl.,	largeur du ler seg. abdl.,	taille de la glande prothoracique	poids de la nourriture consommée.
Taille des cellules épidermiques	r= 0,71	0,75	0,77	0,66	0,63	0,73
Taille des oenocytes	r= 0,91	0,85	0,88	0,86	0,93	0,79
Taille des cellules du corps gras	r= 0,89	0,75	0,82	0,86	0,87	0,62
Taille des cellules épitheliales de l'intestin moyen.	r= 0,35	0,30	0,31	0,23	0,20	0,67

aux variations de taille de la glande prothoracique (voir tableau- I, et Figure-III).

Au cours du dernier jour du dernier stade larvaire, les larves se préparent à la mûe nymphale qui est marquée par l'arrêt de la consommation de nourriture et la diminution de poids frais et de la taille de l'animal, et également de la taille des cellules étudiées. Cette préparation est dûe à la diminution du taux de l'hormone juvénile et à l'augmentation du taux d'ecdysone. L'application loclae d'1 ul d'un analogue de l'hormone juvénile (dilution à 0,01 pour 100) juste au début du 5ème stade larvaire prolonge la durée de ce stade. Ces larves expérimentalement pourvues d'hormone juvénile continuent à s'alimenter deux jours de plus que des larves normales. de WILDE et BOER (1969) ont également montré chez Leptinotarsa decemlineata que le comportement de consommation est induit par un taux élevé d'hormone juvénile et que la cessation de consommation et le comportement d'enfouissement de la larve sont induits par par une faible quantité d'hormone juvénile.

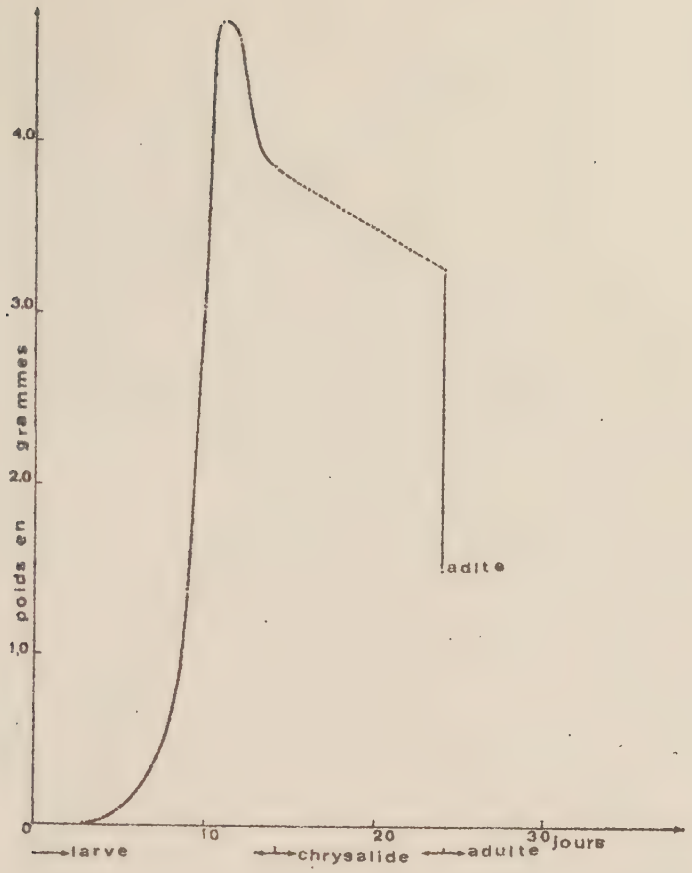
II. CROISSANCE PONDERALE ET LINEAIRE:

Au cours de la période larvaire, le poids et la longueur de l'animal évoluent parallèlement (voir fig. 4 et 5) ; il existe un coefficient de corrélation très significatif entre ces deux variables. Les valeurs de 'r' sont respectivement 0,98 pour le premier stade larvaire, 0,87 pour le 2ème, 1,00 pour le 3ème, 0,99 pour le 4ème et 0,82 pour le 5ème. Ces deux variables sont également affectées quand les animaux sont traités par un analogue de l'hormone juvénile.

Juste après chaque mue larvaire, nous avons observé que la longueur diminue tandis que la largeur augmente ; le poids aussi diminue mais faiblement. Ensuite la longueur et le poids frais de l'animal continuent à augmenter pendant toute la période d'intermue. Cependant le poids et la longueur initiale des stades successifs de Pieris brassicae n'augmentent pas en progression géométrique : le poids frais et la longueur des larves en fonction du temps donnent une courbe en "S" comme cela a été mentionné par FEYKES (1960) pour les Nabides.

Quelques auteurs ont mentionné (BERTALANFY, 1942 ; GERE, 1956) que le changement de poids chez les Insectes peuvent s'exprimer à l'aide de l'équation exponentielle ci-dessous :

$g = go^{e^{kt}}$; et $\log g = \log go + Kt \log e$, dans laquelle g représente le poids de l'insecte le "t ème jour" ; go son poids juste après l'éclosion ;



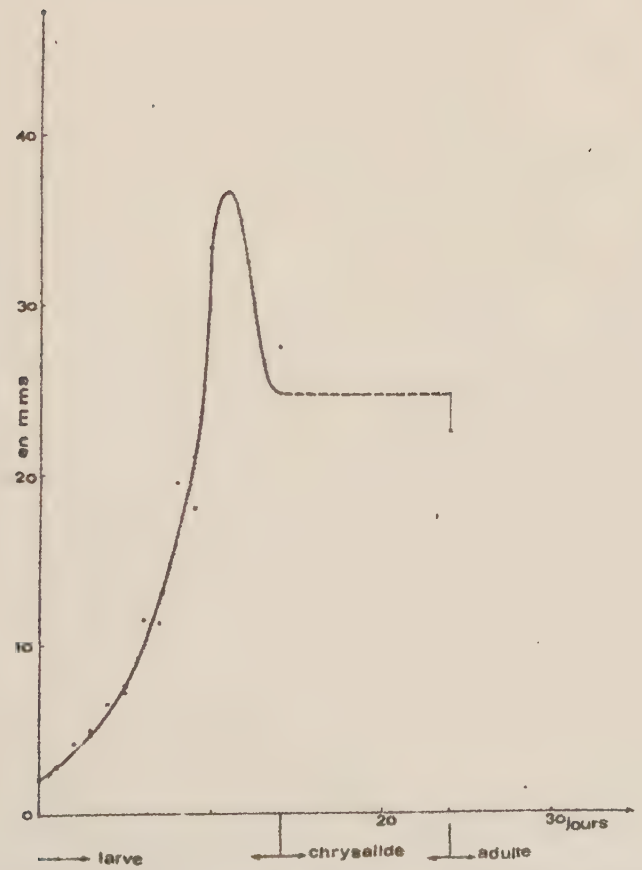


FIG. 5, courbes des variations de la longueur totale du corps pendant la croissance et la métamorphose de *Pieris brassicae*.

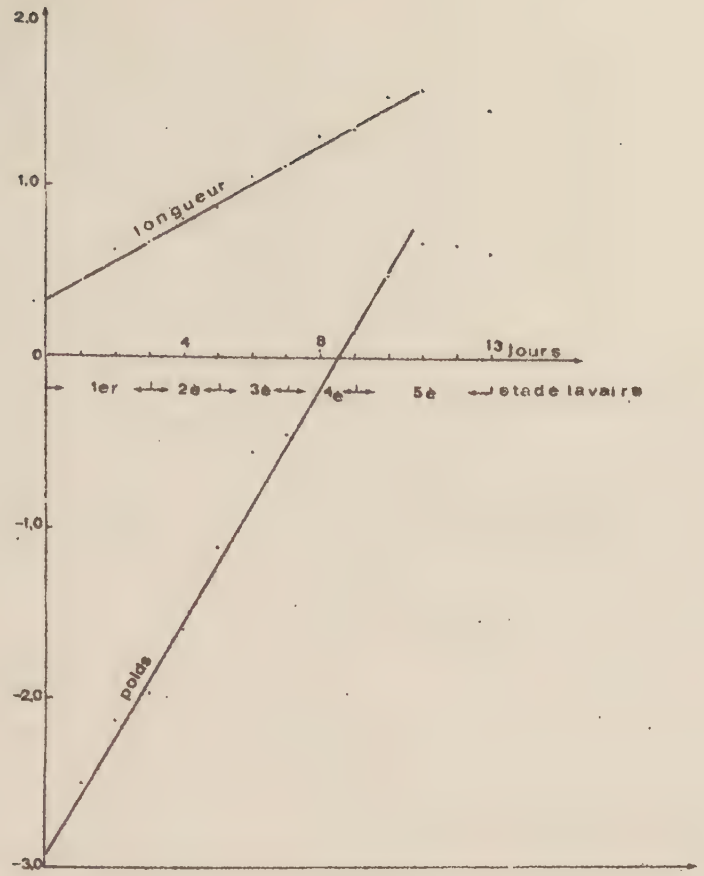


FIG. 3, variations logarithmiques du poids frais et de la longueur totale du corps au cours de la croissance larvaire de *Pieris brassicae*.

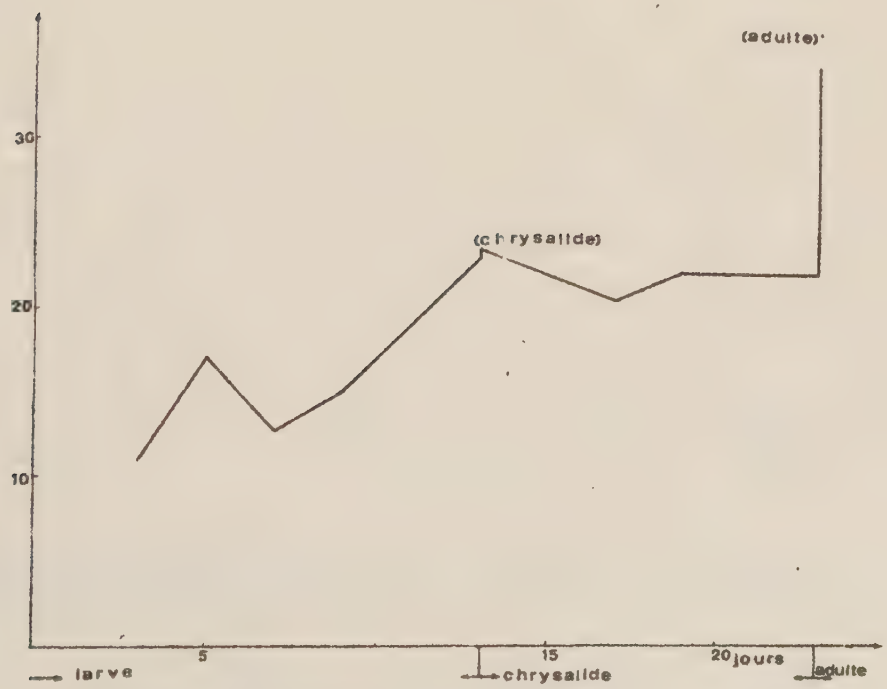


FIG. 4, courbes des variations du pourcentage en matière sèche pendant la croissance et la métamorphose de *Pieris brassicae*.

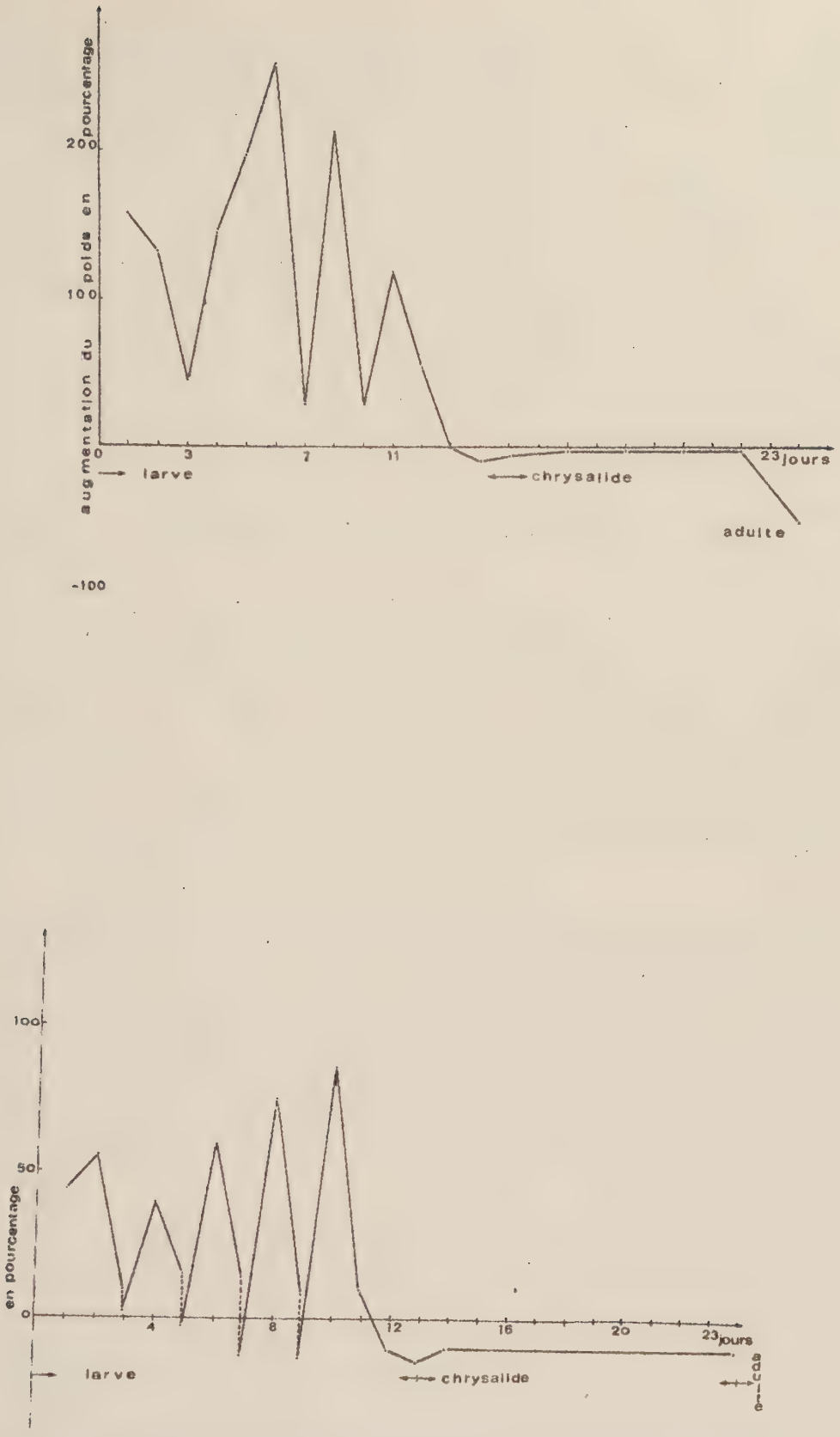


FIG. 6, augmentation de la longueur totale du corps en pourcentage pendant la croissance et la métamorphose de *Pieris brassicae*.

t son âge en jours et k une constante d'augmentation du poids. Selon cette formule, le logarithme du poids de l'insecte en croissance donne une ligne droite s'il est exprimé en fonction du temps (jours), dans des conditions constantes du milieu d'élevage. Nos observations chez Pieris brassicae montrent que l'équation indiquée ci-dessus s'applique approximativement jusqu'au 4e stade larvaire pour le poids frais et la longueur de l'animal. Pour le 5ème stade larvaire cette formule ne convient pas à partir du 3ème jour, moment où le poids frais et la longueur de l'animal commencent à diminuer. Cette baisse correspond au début de la métamorphose. Ainsi l'équation exponentielle ne s'applique-t-elle pas chez Pieris brassicae à l'ensemble de la période post-embryonnaire. Nous supposons qu'il en est de même chez les autres Lépidoptères et probablement dans l'ensemble des Holométaboles comme les travaux de TESSIER (1931) et de GERE (1956) le laissent penser.

Le poids frais de l'animal continue à décroître de façon à peu près constante chez les chrysalides jusqu'à l'éclosion de l'adulte. Chez les adultes, le poids frais est réduit à peu près au tiers du poids maximum atteint chez les larves et à la moitié du poids frais des chrysalides juste avant l'éclosion. Durant la nymphose la longueur de l'animal demeure constante ; la longueur de l'adulte est légèrement plus faible que celle de la chrysalide.

III. LA CROISSANCE DE LA GLANDE PROTHORACIQUE:

On constate, au cours de la première moitié de chaque stade larvaire, une augmentation de surface des glandes prothoraciques suivie d'une diminution progressive, de moindre importance, précédant la mue. La croissance des glandes progresse d'un stade à l'autre et prend son importance maximum durant le 5ème et dernier stade larvaire. La glande, après avoir atteint un pic au cours du 4ème jour de ce stade, régresse brutalement juste avant la mue nymphale.

Durant la nymphose, l'allure générale de la courbe montre une diminution globale de la taille des glandes, entrecoupée de faibles remontées temporaires. Cette diminution globale, spectaculaire si on la compare au pic de la fin du 5ème stade, n'atteint cependant jamais de valeurs inférieures à celles du 4ème stade larvaire.

Enfin, chez l'adulte, la glande décroît rapidement au cours des deux premiers jours de la vie imaginale et disparaît vers le 3ème jour.

Il est très intéressant de comparer la courbe de la figure-10 à celle du taux d'ecdysone au cours du développement post-embryonnaire du Diptère

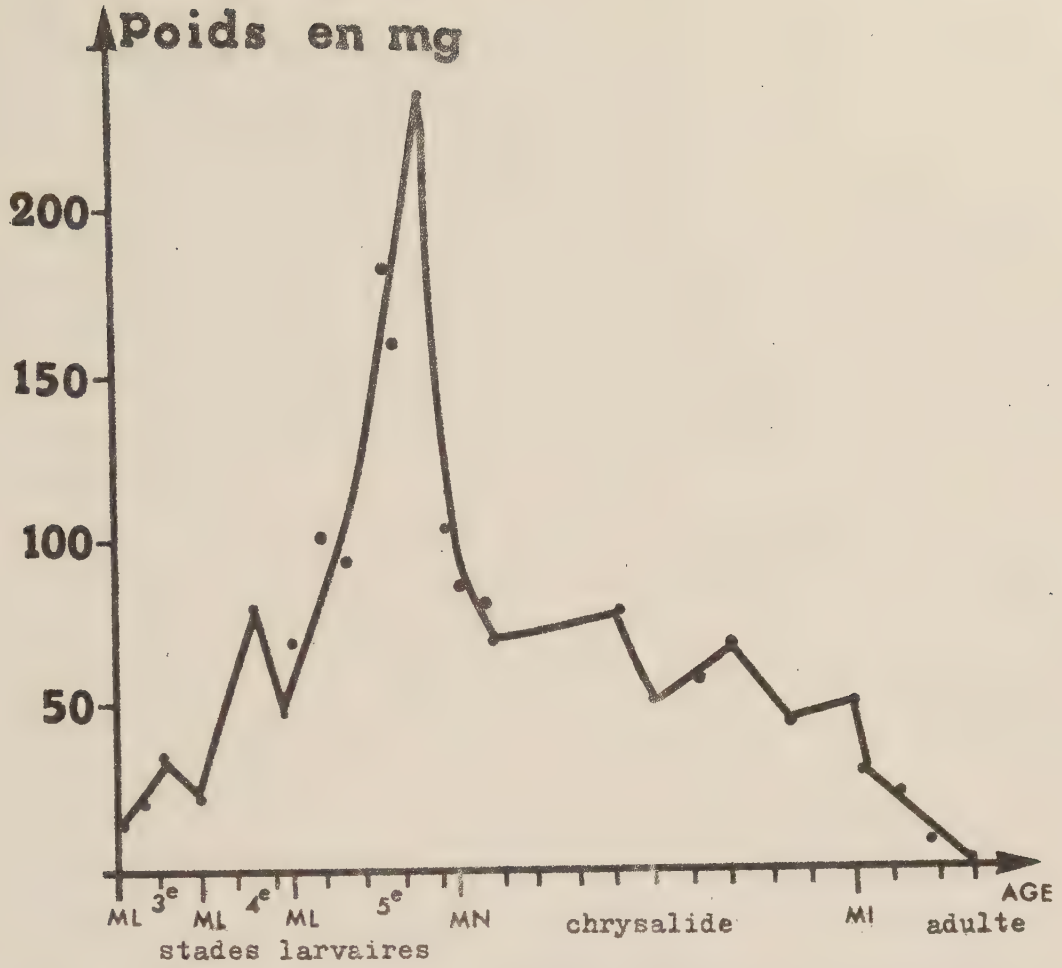


Fig- 10 (a): Variations de surface des glandes prothoraciques en fonction de l'âge chez Pieris brassicae L.
en abcisse: chronologie du développement post-embryonnaire (à partir de la 2ème larvaire). en ordonnée: poids absolu de papier, en mg, exprimant la surface de la glande prothoracique.
ml : mue larvaire ; mn : mue nymphale ; mi : mue imaginale.

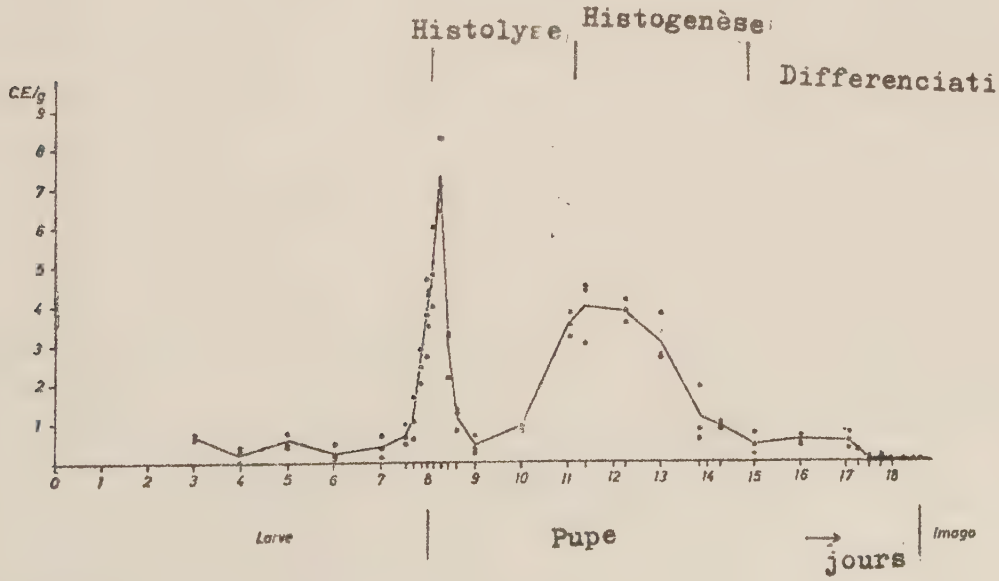


Fig. 10 (b) Variations du taux d'ecdysone en fonction de l'âge chez Calliphora erythrocephala (D'après Shaaya et Karlson, 1965).

Calliphora erythrocephala établie par SHAAYA et KARLSON (1965). On peut constater une grande ressemblance dans l'allure générale des deux courbes, particulièrement en ce qui concerne l'existence d'un pic très élevé précédant la nymphose. SHAAYA et KARLSON signalent qu'ils ont observé le même pic du taux d'ecdysone au moment de la mue nymphale chez un Lépidoptère, Bombyx mori. Les remontées temporaires observées au cours de la nymphose chez Pieris brassicae correspondent probablement à des périodes d'histogenèse ; celles-ci seraient plus discontinues que chez Calliphora erythrocephala où l'on n'observe qu'une remontée du taux d'ecdysone, passés les premiers jours de l'empupement.

Il nous a paru important de chercher à établir des relations entre les variations de taille de la glande prothoracique et la croissance générale de l'animal. Nous avons choisi comme données le poids frais de l'animal et la longueur du corps. Pour chaque stade larvaire étudié, nous avons établi le coefficient de corrélation entre la taille de la glande prothoracique et chacune de ces données.

On constate, au cours des trois derniers stades larvaires, l'existence d'un coefficient de corrélation significatif entre la taille de la glande prothoracique et le poids frais de l'animal d'une part (3e = 0,66 ; 4e = 0,66; 5e = 0,91), entre la taille de la glande et la longueur de l'animal d'autre part (3e = 0,66 ; 4e = 0,76 ; 5e = 0,79).

L'application d'un analogue de l'hormone juvénile au début du 5ème stade non seulement maintient les glandes prothoraciques mais aussi stimule leur croissance. Cette croissance s'accompagne d'une stimulation de la croissance générale de l'animal sans l'intervention de mues surnuméraires ; le coefficient de corrélation entre les deux phénomènes est un peu plus plus faible que chez les animaux non traités. Il est très probable, comme le laissent penser les travaux des auteurs, que les analogues exercent un effet direct sur la glande prothoracique; ils peuvent également affecter un système endocrine prothoracotrope ; il n'est enfin pas impossible non plus que la prolongation de croissance des glandes prothoraciques observées chez Pieris brassicae après traitement soit un effet indirect résultant du maintien par la substance juvénilisante des conditions de vie larvaires, notamment de l'alimentation. Le présent travail ne nous apporte aucun élément en faveur de l'une plutôt que de l'autre de ces hypothèses.

IV. EVOLUTION DU SYSTEME MUSCULAIRE:

Comme chez tous les insectes holométaboles la larve de Pieris brassicae diffère beaucoup de l'adulte et présente un système musculaire très compliqué qui subit de profonds remaniements au cours de la nymphose.

La plupart des muscles larvaires dégénèrent au cours des trois premiers jours de la vie de la chrysalide et à leur place s'effectue la formation de nouveaux muscles de l'adulte. Certains muscles intersegmentaires de l'abdomen (dorsaux, ventraux et latéraux) survivent pendant toute la métamorphose puis dégénèrent au cours des deux premiers jours de la vie de l'adulte, mais les remaniements de ces muscles ont été observés même jusqu'au 6e jour de la vie de l'adulte.

Au cours du dernier jour de la vie larvaire, la dégénérescence de certains muscles s'annonce en même temps que la préparation de la mue nymphale; celle-ci s'effectue en présence de l'écdysone, mais en l'absence ou en la présence en très faible quantité d'hormone juvénile (voir WIGGLESWORTH, 1970). Ces conditions semblent déterminer la mort de certains muscles larvaires qui dégénèrent chez l'adulte après avoir persisté pendant toute la métamorphose (LOCKSHIN et WILLIAMS, 1964, 1965). Par contre ces conditions apparaissent favorables à la formation de nouveaux muscles (muscles du vol, muscles centraux, muscles des valves etc.,).

Par des ligatures, nous avons isolé chez une chenille du 5ème stade âgée de 2 jours la région thoracique de l'abdomen. Pour la partie antérieure, la survie n'excède pas 3 jours, mais pour la partie postérieure elle peut durer 9 jours. Dans la partie antérieure, les muscles évoluent normalement, mais dans la partie postérieure ils ne subissent pas de modifications. Chez l'imago venant d'éclore, l'ablation de la tête, ou la ligature juste en arrère du thorax, n'a pas modifié l'évolution de la musculature abdominale.

Les expériences de ligature de chenilles que nous avons effectuées confirment que la modification du milieu hormonal qui se produit à la fin de la vie larvaire déclenche les modifications structurales des muscles. Une incision de chaîne ventrale entre les 1er et 2e ganglions abdominaux n'a pas d'influence sur l'évolution des muscles. Les expériences faites chez les adultes indiquent que la dégénérescence des muscles larvaires, qui ont persisté durant la métamorphose, s'effectue même en l'absence des glandes endocrines de l'imago. Il a été également constaté, par l'application d'un analogue de l'hormone juvénile sur divers stades de Pieris brassicae, que l'hormone juvénile prolonge la croissance et retarde la dégénérescence des muscles. Il est de même possible de mainténir certains muscles pendant

une durée de 16 jours par une application répétée du même analogue de l'hormone juvénile. On peut donc se demander si ces muscles dégénèrent à cause de l'arrêt des influx nerveux des ganglions (LOCKSHIN et WILLIAMS, 1965b) ou bien s'il s'agit uniquement d'un phénomène hormonal (RUNION et PIPA, 1970). On sait en effet que l'innervation est nécessaire à la différenciation des muscles (KOPEC, 1923; WILLIAMS et SCHNEIDERMAN, 1952; NUECH, 1952, 1953, 1954) et également à leur maintien au cours de la métamorphose (FINLAYSON, 1956, 1960; RANDALL, 1969), mais les mécanismes d'un tel du contrôle nerveux chez insectes restent très obscurs. S'il s'agit d'un phénomène nerveux pourquoi les muscles centraux qui se trouvent des deux côtés de la chaîne ventrale ne dégénèrent-ils pas ?. LOCKSHIN et WILLIAMS (1964, 1965) ne signalent pas de muscles analogues chez les saturnides. D'ailleurs, ils ne parlent pas de la dégénérescence des muscles non persistants qui dégénèrent tout au début de la métamorphose.

Nous avons étudié les modifications ultrastructurales qui surviennent dans les muscles longitudinaux ventraux du premier segment abdominal de Pieris brassicae (muscles non persistants) au cours du dernier stade larvaire et de la nymphose.

Nous examinerons trois phases successives; la phase de croissance, la phase de décroissance et la phase de dégénérescence.

- La phase de croissance, caractérisée par l'allongement des fibres musculaires qui se produit pendant les deux premiers jours du cinquième stade larvaire , correspond à la formation de nouveaux sarcomères comme le suggèrent les clivages de stries Z, et aussi à un accroissement de leur taille. En particulier, les gros myofilaments, que l'on peut mésurer individuellement sur coupes longitudinales, s'allongent très probablement par adjonction de molécules de myosine à leurs extrémités. Un phénomène semblable a été signalé au cours de la croissance des muscles du vol de diptères (AUBERù 1969). En ce qui concerne les myofilaments fins, il est très difficile d'en effetuer la mesure, en raison de leur faible calibre et du fait que les limites de la bande H ne sont jamais sistinctes: dans ce type de muscle, en effet, les myofilaments de chaque sarcomère ne sont pas rangés selon un alignement transversal régulier. Il apparaît cependant très probable qu'un allongement des myofilaments fins s'effectue en même temps que celui des gros.

La prolongation du 5ème stade larvaire par application d'analogue de l'hormone juvénile ne provoque pas d'accroissement supplémentaire des gros myofilaments qui ne semblent donc pas pouvoir dépasser une taille limite. Le gigantisme des muscles larvaires par l'allongement des fibres musculaires semblerait correspondre uniquement à une augmentation du nombre des sarcomères.

- La phase de décroissance s'amorce au 3e jour du 5ème stade larvaire et va jusqu'à la nymphose. Lorsqu'au début du 3e jour les fibres musculaires commencent à raccourcir, on constate au contraire une diminution progressive de la longueur des sarcomères (voir figure-11). Il est vraisemblable que le raccourcissement des gros folaments correspond cette fois à une perte de molécules de myosine qui s'effectue d'abord vers leurs extrémités. Ensuite, il semble que ce soit sur toute la longueur des filaments que les molécules de myosine perdent leur cohésion. L'augmentation apparente de calibre de ces filaments correspondrait à un desserrement progressif de leurs molécules de myosine. Enfin, la désagrégation de ces molécules se ferait très rapidement, ce qui expliquerait la brusque disparition des gros filaments qu'il soit possible de saisir d'étape intermédiaire.

Il est vraisemblable que le maximum de ponts transversaux réagit avec l'actine, la longueur du sarcomère décroît.

D'autre part, le raccourcissement des fibres semble, au moins dans sa phase ultime, s'accentuer par une contraction et même une supercontraction des sarcomères. Cette supercontraction finale entraîne généralement une désorganisation du matériel contractile. Cependant, il n'est pas exclu que de tels phénomènes puissent se produire dans des conditions normales, les stries Z ne constituant pas un diaphragme continu entre les sarcomères mais seulement des îlots entre lesquels peuvent s'e'engager les gros myofilaments. De telles supercontractions physiologiques ont été décrites dans les muscles de larves de Calliphora dont les stries Z sont une structure fenestrée ((OSBORNE, 1967), dans des muscles visceraux de Glossina (RICE, 1969) et chez Balanus (HOYLE, 1965); dans ce dernier cas, la structure de la strie Z est très semblable à celle de Pieris.

Toutefois nous n'avons observé ces contractures qu'au cours de la nymphose. Elles sont peut-être déclenchées par une libération massive d'ions Ca^{++} par le réticulum sarcoplasmique en cours d'altération, mais il est difficile d'écarter totalement l'hypothèse d'artefacts survenant lors de la fixation.

- La phase de dégénérescence, au début de la nymphose est caractérisée par la fonte du matériel fibrillaire. Les gros myofilaments disparaissent les premiers et les structures Z en dernier lieu ; la fibre se remplit de microtubules orientés comme l'était le matériel fibrillaire. Les premiers symptômes de dégénérescence se manifestent par un gonflement du système transverse qui se vacuolise et se remplit d'une substance dense. Ce phénomène, déjà été observé au cours de la dégénérescence de muscles segmentaires

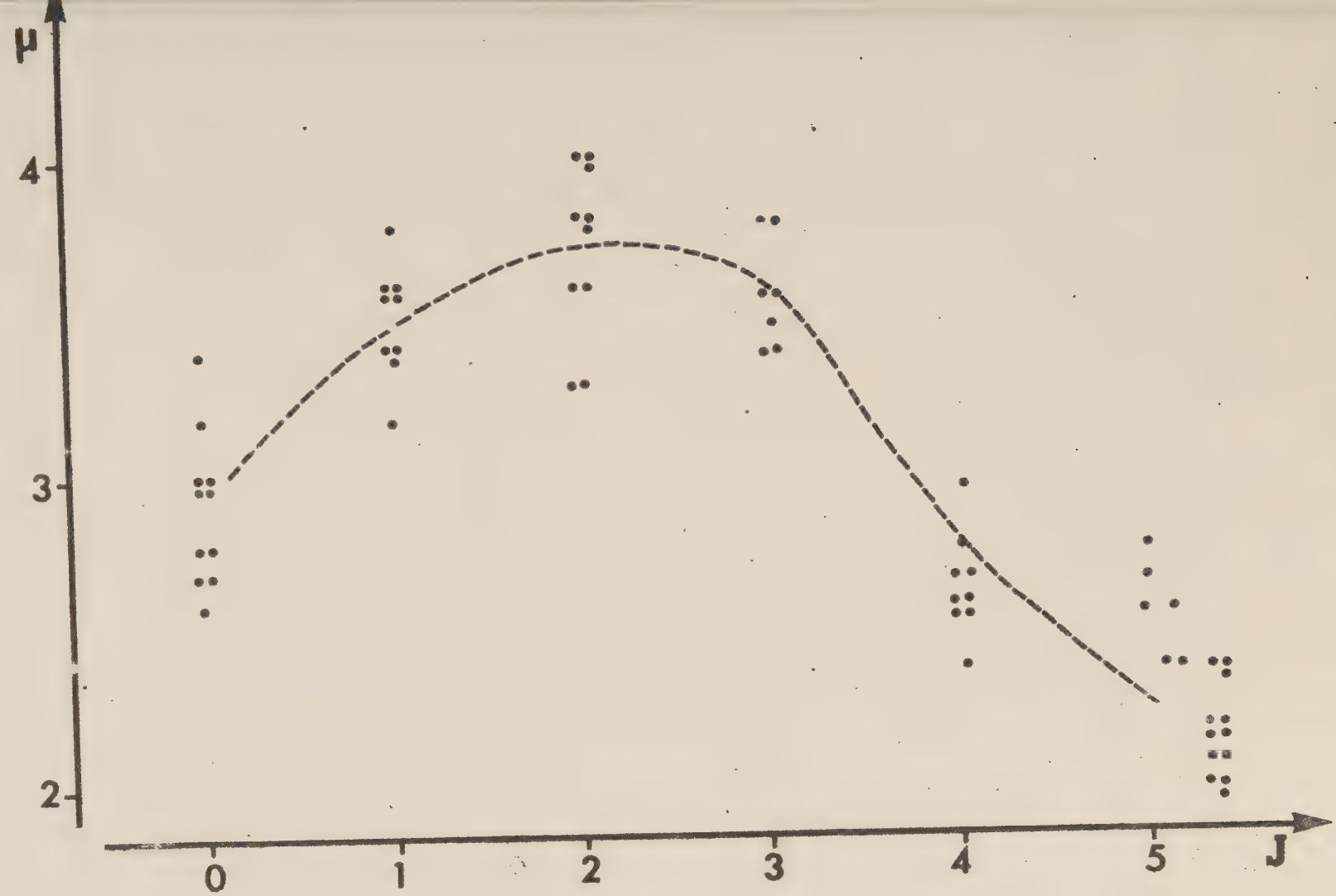


Figure: (1).

Variation de la longueur moyenne des filaments de myosine des muscles longitudinaux ventraux du premier segment abdominal de Pieris brassicae,

de Rhodnius (AUBER, 1967), apparaît en relation avec la raréfaction du matériel fibrillaire. Il est possible aucune partie du matériel du matériel fibrillaire dégradé soit éliminée dans ces vacuoles, puis dans le milieu interne de la larve et soît même suceptible d'être réutilisée par la suite pour l'élaboration de nouveaux muscles. Remarquons que, au cours de la distension du système transverse en formations vacuolaires, la membrane plasmique qui le limite se double d'une basale qui, comme on l'observe à la surface de la fibre et comme cela a été signalé chez les Diptères (CROSSLEY, 1972), est rattachée à la membrane plasmique par des sortes d'hémidesmosomes.

Pendant cette dégénérescence, nous n'avons jamais observé de lysosomes comme cela a été signalé dans les muscles larvaires d'Antherea (LOCKSHIN et WILLIAMS, 1965). L'absence de lysosomes est également constaté dans les muscles larvaires en dégénérescence chez Calliphora (CROSSLEY, 1972), ce qui nous amène à penser, comme ce dernier auteur, que les protéines contractiles de ces muscles larvaires ne seraient pas dégradées complètement jusqu'au stade acides aminés mais qu'elles pourraient éventuellement être réutilisées telles qu'elles pour la fabrication des muscles de l'adulte.

Au stade ultime de la dégénérescence, les muscles ne sont plus représentés que par quelques minces cordons dont le sarcoplasme renferme de nombreux microtubules et à la surface desquels des noyaux font hernie, soulevant la membrane plasmique.

Au cours de ces remaniements de la fibre, les terminaisons nerveuses et les trachées se trouvent englobées dans des replis du sarcolemme et finalement on les rencontre souvent emprisonnées au centre de la fibre. Les terminaisons nerveuses conservent un aspect fonctionnel, elles renferment notamment de nombreuses vésicules présynaptiques.

CONCLUSIONS:

Durant le stade larvaire, la consommation de nourriture, la croissance cellulaire, la croissance pondérale et linéaire, la croissance musculaire et la croissance de la glande prothoracique s'effectuent en présence d'un taux elevé d'hormone juvénile. Toutes ces variables sont également affectées quand les animaux sont traités par un mimétique de l'hormone juvénile. Dès qu'il y a une baisse de l'hormone juvénile les variables décroissent. Cette baisse se manifeste par la cessation de prise de nourriture. A ce moment là, la physiologie du système musculaire entre dans une phase préparatoire à la dégénérescence, phase qui se situe pendant les deux premiers jours de

la vie nymphale. Cependant certains muscles persistent pendant toute la durée de la métamorphose et ne dégénèrent que chez l'adulte, après son émergence, comme le fait la glande prothoracique.

LOCKSHIN et WILLIAMS (1964, 1965) dans une série de travaux ont étudiés la dégénérescence des muscles persistants chez les adultes. Cependant ils ne parlent ni de l'anatomie, ni de l'évolution du système musculaire, ni de la dégénérescence des muscles non persistants chez les adultes.

Ce présent travail complète et précise l'anatomie et l'évolution du système musculaire, et apporte également des indications sur les modifications ultrastructurales que subissent les muscles non persistants.

Il a été également montré que l'hormone juvénile augmente la croissance et retarde la dégénérescence des muscles. Par application répétée de l'hormone juvénile il est possible de prolonger le maintien de certains muscles larvaires d'une durée d'au moins 6 jours.

Le gigantisme des muscles larvaires obtenu chez des larves taitées par un mimétique de l'hormone juvénile nous a indiqué que cette hypertrophie ne correspond pas à un accroissement de la taille des arcomères. Elle semble correspondre uniquement à une augmentation du nombre des sarcomères. Elle semble correspondre uniquement à une augmentation du nombre des arcomères.

Ce travail pourrait être étendu dans les directions suivantes:

- L'étude de la consommation de nourriture et des différents paramètres relatifs à la croissance qui ont été étudiésici pourrait être approfondie chez des animaux traités avec un mimétique de l'hormone juvénile..

- On pourrait également observer les modifications ultrastructurales des muscles persistants chez les animaux normaux et chez les animaux traités par l'hormone juvénile. Nous avons déjà certaines indications sur ce problème (travail en cours avec la collaboration de Mme.AUBER): les muscles persistants ne dégenèrent pas de la même façon que les muscles non persistants.

- La dégénérescence due à la dénervation pourrait être comparé à celle qui intervient normalement au cours de la métamorphose.

Les références citées dans cet article de synthèse sont développées dans la bibliographie ci dessous ou dans les notes de l'auteur jointes à ce mémoire.

B I B L I O G R A P H I E .

AUBER, T. et SRIHARI, T. (1973) - Evolution ultrastructurale de fibres musculaires intersegmentaires chez Pieris brassicae (L), pendant le dernier stade larvaire et la nymphose (Sous presse en J. de Microscopie).

EHRLICH, P.R. et RAVEN, P.H. (1967)- Butterflies and plants. Sci. Amer. June, pp. 105 - 113.

KARLINSKY, A. et SRIHARI, T. (1973) - La glande prothoracique et le développement post-embryonnaire de Pieris brassicae L. (Sous presse en Bull. Soc. Zool. Fr.).

SRIHARI, T. (1970)- Etude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de Pieris brassicae L. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 6 (4), pp. 1003 - 1014.

SRIHARI, T. (1972)- Observations sur le poids et la taille au cours de la croissance et de la métamorphose de Pieris brassicae L., Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 8 (2), pp. 359 - 376.

SRIHARI, T. (1972) - Anatomie des systèmes musculaires et nerveux et leur évolution au cours du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae (Lep. Pieridae). Bull. de Soc. Zool. de Fr. 97 (2), pp.133-147.

SRIHARI, T. (1973) Effects of insect hormones on the growth and degeneration of muscles in Pieris brassicae L. (Sous presse).

SRIHARI, T. (1973)- La croissance cellulaire de quelques tissus en relation avec la consommation alimentaire et la croissance pondérale et linéaire chez Pieris brassicae L. (Sous presse).

WILDE,J. DE and BOER, DE J.A. (1969)- Hormonal and nervous pathways in photoperiodic induction of diapause in Leptinotarsa decemlineata . J. Insect physiol. 15, pp. 661 - 675.

BIBLIOGRAPHIE SUR PIERIS BRASSICAE (L).

ALLEGRET, P. (1956) - Etude des glandes séricigènes des larves de lépidoptères, leur role dans la physiologie du développement. (Thèse soutenue à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris).

ANDRE, J. (1959) - Etude au micro. électro. de l'évolution du chondriome pendant la spermatogénèse de P. brassicae. Ann. Sc. Nat. Série. 12-(1) pp. 283-305.

ANGERSBACH, D. ; KAYSER, H. (1971) - Wavelength dependence of light-controlled pupal pigmentation. Die Naturwissenschaften, 11, pp. 571-572.

ATGER, P. ; DUSAUSSOY, G. ; BOURGUIGNON, S. (1964) - Mise en évidence d'une souche d'Acrobacter pathogène vis-à-vis de P. brassicae. Rev. Path. Vég. Ent. agr. Fr. 43, pp. 191-194.

AUBER, J. (1967) - Particularités ultrastructurales des myofibrilles des muscles du vol chez des Lépidoptères. C. R. Acad. Sci. 264, pp. 621-624.

AUEL, H. (1902) - Beitrag zur Entwicklungs geschichte von Pieris brassicae L. Allgem. Zeitschrift Entom. Bd. 7.

BARBIER, M. ; BERGERARD, J. ; HURPIN, B. ; VUILLAUME, M. (1970) - Conditionnement de la diapause et pigments tétrapyrroliques chez Pieris brassicae. C. R. Acad. Sci. 271, pp. 342-345.

BEENAKERS, A.M. TH. (1969) - Carbohydrate and fat as a fuel for insect flight. A comparative study. J. Ins. Physiol. 15, pp. 353-361.

BENZ, G. (1970) - The stimulation of oogenesis in Pieris brassicae by the juvenile hormone derivative farnesenic acid ethyl ester. Experientia 26 (9), P. 1012.

BRECHER, L. (1924) - Due Puppenfärbungen des Kohlweisslings Pieris brassicae L. VIII. Die Farbanpassung der puppen durch das Raupenauge. Arch. mikr. anat. 102, pp. 501-516.

BRECHER, L. (1938) - Adaptive colouration in pupae of Pieris etc., Biol. Generalis. 14, pp. 212-237.

BRIANTZEN, B. (1925) - " Contribution à l'étude de la biologie de Pieris brassicae L. dans le gouvernement de Leningrad ". La défense des Plantes. II, (4-5), pp. 237-241.

BURGERJON, A. (1962) - Relations entre l'intoxication provoquée par Bacillus thuringiensis Berliner, et la consommation chez Pieris brassicae L. Ann. Epiphyt. 13 (1), pp. 59-72.

CALS, P. (1970) - Discontinuité morphogénétique dans la différenciation post-embryonnaire des ailes des Lépidoptères: Bombyx mori L. (Bombycidae) et Pieris brassicae L. (Piéridae). C. R. Acad. Sci. 270, pp. 2666-2669.

CHANG-WHANKIM. (1959) - The differentiating center inducing the development from larval to adult leg in Pieris brassicae. J. Embryol. exp. Morph. 7, pp. 572-582.

CHAPMAN, T.A. (1909) - Temperature experiments with pupae of Pieris brassicae Trans Entom. Soc. London. pp. 57-58.

CHIPPENDALE, G.M. ; KILBY, B.A. (1969) - Relationship between the proteins of haemolymph and fat body during development of Pieris brassicae L. J. Ins. Physiol. 15, pp. 905-926.

CHIPPENDALE, G.M. ; KILBY, B.A. (1970) - Protein biosynthesis in larvae of the large white butterfly Pieris brassicae. Compar. Biochem. & Physiol. 34, pp. 241-243.

CHLODNY, J. (1967) - The energetics of the development of cabbage white Pieris brassicae L.(Lepidoptera). Ekol. Pol. A. 15, pp. 533-561.

CHOVET, G. (1970) - Analyse du déclenchement de la copulation chez Pieris brassicae. C. R. Acad. Sci. 270, P. 2832.

CLARET, J. (1966) - Recherche du centre photorécepteur lors de l'induction de la diapause chez Pieris brassicae L. C. R. Acad. Sci. 262, pp. 1464-1465.

CLARET, J. (1968) - Modifications physiologiques provoquées par la photopériode pendant la prédiapause chez la chenille de Pieris brassicae L. C. R. Acad. Sci. 266, pp. 1156-1159.

CLARET, J. (1972) - Période de sensibilité des chenilles de Pieris brassicae à la photopériode contrôlant la diapause. C. R. Acad. Sci. 274, pp. 1055-1058.

CLEMENTS, A.N. (1967) - A study of soluble esterases in Pieris brassicae (Lepidoptera). J. Ins. Physiol. 13, pp. 1021-1030.

D'AURIOL, H. (1917) - " Etude sur les piérides du Jura ". Arch. soc. phys. nat. Genève. 44 (4), pp. 32-47.

DAVID, W.A.L. (1957) - Breeding Pieris brassicae (L). and Apanteles glomeratus L. as experimental insects. Z. Pflkrankh. 64, pp. 572-577.

DAVID, W.A.L. (1965) - Observations on culture of Pieris brassicae L. suceptible and resistant to granulosis virus disease. Proc. XII. Int. congr. Ent. Lond. 1964.

DAVID, W.A.L. ; GARDINER, B.O.C. (1952) - Laboratory breeding of Pieris brassicae L. and Apanteles glomeratus L. Proc. R. Entom. Lond. (A). 27, pp. 54-56.

DAVID, W.A.L. ; GARDINER, B.O.C. (1961) - The mating behaviour of Pieris brassicae L. in a laboratory culture. Bull. ent. Res. 52, pp. 263-280.

DAVID, W.A.L ; GARDINER, B.O.C. (1961) - Feeding behaviour of adults of Pieris brassicae in a laboratory culture. Bull. Ent. Res. 52, pp. 741-762.

DAVID, W.A.L. ; GARDINER, B.O.C. (1962) - Oviposition and hatching of the eggs of Pieris brassicae L. in a laboratory culture. Bull. ent. Res. 53, pp. 91-109.

DAVID, W.A.L. ; GARDINER, B.O.C. (1962) - Observations on the larvae and pupae of Pieris brassicae in a laboratory culture. Bull. Ent. Res. 53, pp. 417-436.

DAVID, W.A.L. ; GARDINER, B.O.C. (1965a) - Rearing Pieris brassicae L. larvae on a semisynthetic diet. Nature. Lond. 207, pp. 882-883.

DAVID, W.A.L. ; GARDINER, B.O.C. (1965b) - The incidence of granulosis deaths in suceptible and resistant Pieris brassicae (Linnaeus) larvae following changes of population density, food and temperature. J. Invert. Path. n 7, pp. 347-355.

DAVID, W.A.L. ; GARDINER, B.O.C. (1966) - The effect of Sinigrin on the feeding of Pieris brassicae L. larvae transferred from various diets. Ent. exp. appl. 9, pp. 95-98.

DAVID, W.A.L. ; GARDINER, B.O.C. (1966) - Mustard oil glucosides as feeding stimulants for Pieris brassicae L. larvae in a semi-synthetic diet. Ent. exp. appl. 9, pp. 247-255.

DAVID, W.A.L. ; GARDINER, B.O.C. (1966) - Rearing Pieris brassicae L. on semi-synthetic diets with and without cabbage. Bull. ent. Res. 56, pp. 581-593.

DURKEN, B. (1923) - Ueber die Wirkung farbiges Lichtes auf die puppen des Kohlweisslings Pieris brassicae und das Verhalten des Nachkommens. Arch. mikr. Anat. 99, pp. 222-389.

DUSAUSSOY, G. ; DELPLANQUE, A. (1964) - L'élevage de P. brassicae L. en toutes saisons: accouplement et ponte en conditions artificielles. Rev. de Path. vég. ent. Agr. de Fr. 43: (2). pp. 119-134.

EASTHAM, L.E.S ; EASSA, Y.E.E. (1955) - The feeding mechanism of the butterfly Pieris brassicae L. Phil. Trans. of The Roy. Soc. Lond. 239; B. 659, pp. 1-43.

EVANS, A.C. (1939b) - The utilisation of food by certain lepidopterous larvae. Trans. R. Ent. Soc. Lond. 89. Part-2, pp. 13-22.

FAURE, J.C. (1926) - Biologie de la piéride du chou et procédés de destruction. Courès Nat. sur la lutte contre les ennemis des cultures. Lyon. (28 au 30 juin).

FEYTAUD, J. (1918) - Note sur la piéride du chou. Bull. Soc. Et. et Vulg. Zool. agr. pp. 33-38.

GARDINER, B.O.C. (1965) - Hybrids between typical Pieris brassicae L. and race cheiranthi Hüeb. Proc. XII. int. congr. Ent. Lond. (1964).

GAUTIER, CL. (1918) - Etude physiologique et parasitologique sur les lépidoptères nuisibles. Recherches sur les larves de Piérides. C. R. Soc. Biol. T. LXXXI, pp. 44-46.

GAUTIER, CL. (1918) - Etudes physiologiques et parasitologiques sur les Lépidoptères nuisibles. Nouvelles observations sur les larves de Piérides. C. R. Soc. Biol. T. LXXXI, pp. 196-197.

GAUTIER, CL. (1918) - Etudes physiologiques et parasitologiques sur les Lépidoptères nuisibles sur quelques faits relatifs aux larves de Piérides. C. R. Soc. Biol. T. LXXXI. pp. 197-199.

GAUTIER, CL. (1918) - Etudes physiologiques et parasitologiques sur les Lépidoptères nuisibles. La ponte des Apanteles, Parasites de Pieris brassicae L. C. R. Soc. Biol. T. LXXXI. pp. 801-803.

GAUTIER, CL. (1918) - Etudes physiologiques et parasitologiques sur les Lépidoptères nuisibles. La ponte des Apanteles, parasites de Pieris brassicae. C. R. Soc. Biol. T. LXXXI, pp. 1152-1155.

GAUTIER, CL. (1919) - Recherches physiologiques et parasitologiques sur les larves de Lépidoptères nuisibles. Remarques sur Apanteles glomeratus LINNE . C. R. Soc. Biol. T. LXXXII. pp. 720-721.

GAUTIER, CL. (1919) - Recherches physiologiques et parasitologiques sur les larves de Lépidoptères nuisibles.
Sur le sang de quelques chenilles. C. R. Soc. Biol. T. LXXXII. pp. 722-723.

GAUTIER, CL. (1919) - Sur le façon dont les larves d'Apanteles glomeratus sortent des chenilles de Pieris brassicae.
C. R. Soc. Biol. T. LXXXII. pp. 1369-1371.

GAUTIER, CL. et RIEL, PH. (1919) - Sur l'alimentation des chenilles des genres Pieris et Euchloe. C. R. Soc. Biol. T. LXXXII.
pp. 1371-1374.

GONIN, J. (1894) - Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères.
(de la formation des appendices imaginaux dans la chenille de Pieris brassicae). Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 30, pp. 89-139.

GRISON, P. ; SILVESTRE DE SACY, R. (1957) - L'élévage de Pieris brassicae L. pour les essais de traitements microbiologiques. Annls. Epiphyt.
7, pp. 661-674.

GUERNE DE, J. (1894) - Invasion de chenilles de Pieris brassicae
Ann. Soc. Ent. France. LXIII. P. 261.

HANSTRÖM, B. (1924) - Comparison between the brains of the newly hatched larva and the imago of Pieris brassicae. Entomologiska Föreningen I. Stockholm. pp. 43-52.

HARNSEN, R. (1966) - Identification of fluorescing and U.V. absorbing substances in Pieris brassicae L. J. Ins. Physiol. 12,
pp. 23-36.

HENSON, H. (1932) - The development of the alimentary canal in Pieris brassicae and the endodermal origin of Malpighian tubules of insects. Q. J. micr. Sci. 75, pp. 283-305.

HEROLD, M.J.D. (1815) - Entwicklungs Geschichte der Schmetterlinge, anatomisch und physiologisch bearbeitet. Cassel et Marburg, Krieger.

HEYWOOD, R.B. (1965) - Changes occurring in the central nervous system of Pieris brassicae L. (Lepidoptera) during metamorphosis. J. Ins. Physiol. 11, pp. 413-430.

JOHANSSON, A.S. (1953) - Diapause and pupal morphology and colour in Pieris brassicae L. Norsk. ent. Tidsskr. 9, pp. 79-86.

JUNIKALA, E. (1966) - Effect of braconid parasitization on the nitrogen metabolism of Pieris brassicae L. Annl. Acad. Scienti. Fennice; Ser. (A). IV. Biologica. 100, pp. 1-83.

KAISER, P. (1949) - Histologische untersuchungen ueber die corpora allata und prothoraxdrüsen der lepidopteren in bezug auf ihre funktion: Roux' Archiv für Entwicklungs mechanik. 144, pp. 99-131.

KAISER, P. (1950) - " Zur Kenntnis der Oenocyten. Histologische Untersuchungen am Großen Kohlweißling. In Neue Ergebnisse und probleme der Zoologie. " Klatt-Fes-Scbr. 1950.

KARLINSKY, A. (1962) - Effets de l'ablation des corpora allata larvaires sur le développement ovarien de Pieris brassicae L. (Lépidoptère): C. R. Acad. Sci. 255, pp. 191-193.

KARLINSKY, A. (1963) - Effets de l'ablation des corpora allata imaginaux sur développement ovarien de Pieris brassicae L. (Lépidoptère): C. R. Acad. Sci. 256, pp. 4101-4103.

KARLINSKY, A. (1967) - Reprise de la vitellogenèse après implantation de corpora allata chez Pieris brassicae L. (Lépidoptère): C. R. Acad. Sci. 264, pp. 1735-1738.

KARLINSKY, A. (1967) - Influence des corpora allata sur le fonctionnement ovarien en milieu mâle de Pieris brassicae L. (Lépidoptère). C. R. Acad. Sci. 265, pp. 2040-2042.

KARLINSKY, A. (1967) - Corpora allata et vitellogenèse chez les Lépidoptères. Gen. and Comp. Endocrinol, 9, (3), P. 511.

KARLINSKY, A. (1968) - Mode d'action de l'hormone juvénile sur l'ovaire de Pieris brassicae L.(Lépidoptère). XIIIe Congrès International d'Entomologie. Moscou-1968: pp. 393-395.

KARLINSKY, A. ; POULAERT, J. (1972) - Evolution du tissu adipeux au cours de la vie imaginale de Pieris brassicae L. Bull. Soc. Zool. Fr. 96, pp. 453-466.

KARLINSKY, A. ; SRIHARI, T. (1972) - La glande prothoracique et le développement post-embryonnaire de Pieris brassicae L. (Sous presse).

KIND, T.V. (1964) - The neurosecretory system of some lepidoptera in connection with the diapause and metamorphosis (Dasychira pudibunda, Pieris brassicae).Nauka, Leningrad. pp. 178-183.

KLEIN, H.Z. (1932) - Studien zur Oekologie und Epidemiologie der Kohlseissling I. Der Einfluss der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf Entwicklung und Mortalität von Pieris brassicae L. Z. angew. Ent. 19, pp. 395-448.

KOZHANTCHIKOV, JV. (1936) - Rôle des facteurs ecologiques dans la propagation de la piéride du chou Pieris brassicae L.(en russe). Plant Protection VIZR, Leningrad. Nr. 11: pp. 40-56.

LAFONT, R. (1969) - Le métabolisme des acides nucléiques dans les ébauches alaires de Pieris brassicae L. C. R. Acad. Sci. 268, pp. 2133-2136.

LAFONT, R. (1970) - Etude du développement des ébauches alaires de la chrysalide de Pieris brassicae (L). en présence de 5-fluorouracile. C. R. Acad. Sci. 271, pp. 2186-2189.

LAFONT, R. ; BLANDIN, P. (1968) - Les phases de la differenciation des ébauches alaires chez Pieris brassicae: étude chronologique et quantitative des acides nucléiques et de l'isoxanthopterine. C. R. Acad. Sci. 267, pp. 1639-1642.

LAFONT, R. ; LAFONT, F. ; DESCIMON, H. (1971) - Localisation de la biosynthèse des pigments ptériniques chez Pieris brassicae (Lépidoptère: piéridae) au cours de la vie nymphale. C. R. Acad. Sci. 273, pp. 1484-1487.

LAHARGUE, J. (1951) - La glande prothoracique de Toyama chez quelques lépidoptères, sa persistence chez les nymphes de la piéride du chou en hivernage prolongé. Pv. Soc. Linnéenne. Bordeaux. 95, pp. 22-27.

LAHARGUE, J. (1952) - Elevage complet (de l'oeuf à l'oeuf) de la piéride du chou en captivité. Pv. Soc. Linnéenne. Bordeaux. 95, pp. 61-66.

LAMY, M. (1965) - " Electrophorèse des protéines de l'hémolymphe de la piéride du chou au cours de son cycle biologique et de sa diapause nymphale " . Pv. Soc. Sci. Phys-Nat. Bordeaux. (1963-1964). pp. 241-246.

LAMY, M. (1967) Mise en évidence, par électrophorèse sur acétate de cellulose, d'une protéine vitellogène dans l'hémolymphe de l'imago femelle de la piéride du chou (Pieris brassicae L.) . C. R. Acad. Sci. Fr. 265, pp. 990-993.

LAMY, M. (1969) - Etude électrophorétique des protéines de l'hémolymphe chez les Lépidoptères. Variations naturelles ou provoquées au cours de la croissance, de la métamorphose et de la reproduction. Thèse soutenue à la Faculté des Sciences de l'Université de Bordeaux. A.O; C.N.R.S. No. 3491.

LAMY, M. (1970) - Les protéines impliquées dans la vitellogenèse des Lépidoptères. Annales d'Endocrinologie, Paris. 31, nr. 3. pp. 485-503.

LECADET, M. ; MARTOURET, D. (1965) - The enzymic hydrolysis of Bacillus thuringiensis crystals, and the liberation of toxic fractions of bacterial origin by the cycle of Pieris brassicae L. J. Invert. Path. 7 (1), pp. 105-108.

LECADET, M. ; CHEVRIER, G. (1966) - Les protéases de Pieris brassicae : mise en évidence de zymogènes. C. R. Acad. Sci. 263, pp. 944-947.

LECADET, M. ; DEDONDER, R. (1966) - Les protéases de Pieris brassicae L. Purification et propriétés. II. spécificité. Bull. Soc. Chim. Biol. 48 (5), pp. 631-691.

LECAILLON, A. (1918) - " Sur application des papillons de la piéride du chou au printemps. " Bull. Soc. Et. et Vulg. agr. Bordeaux. pp. 65-67.

LHELIAS, C. (1960) - Tumour induction factor provoked by folic acid in Pieris brassicae during the diapause. Folia biol. Praha. 6, pp. 310--318.

LHELIAS, C. (1969) - Altération de transmission des informations génétiques chez la drosophile par injection d'extraits de chrysalides diapausantes (Pieris brassicae) traitées par des ptérines. Abst. Gen. & Comp. Endocrin. 13 (3), P. 510.

LHOSTE, J. ; MARTOURET, D. ; ROCHE, A. (1964) - Les processus d'intoxication par la toxine du cristal de Bacillus thuringiensis berliner: action sur le mésentéron de Pieris brassicae L.
XIIe Congr. Int. Ent. Londres, P. 737.

LONG, D.B. (1953) - Effects of population density on larvae of Lepidoptera. Transac. of Roy. Ent. Soc. 104, pp. 541-591.

LONG, D.B. (1955) - Observations on sub social behaviour in two species of Lepidopterous larvae, Pieris brassicae (L). and Plusia gama (L). Transac. of Roy. Ent. Soc. 106, pp. 421-437.

MARTIN, F. (1910) - Le grand papillon blanc du chou et le parasite de la chenille. Mém. Soc. Vulg. Sci. Nat. Deux-Sevrès. I, pp. 84-90.

MARTOURET, D. (1960) - Etude préliminaires sur le mode d'action de Bacillus thuringiensis var. thuringiensis Berliner vis-à-vis de Pieris brassicae L. C. R. XIe Congrès Int. Ent. Vienne. 2, pp. 849-855.

MARTOURET, D. (1964) - Intoxication chez Pieris brassicae par une fraction enzymatique de la toxine des cristaux des souches Bacillus thuringiensis sérotype I berliner et B. thuringiensis sérotype III anduze. Entomophaga, Coll. Int. Path. Ins. Paris. 1962; mém. hors Sér. nr. 2, pp. 213-220.

MARTOURET, D. ; LHOSTE, J. ; ROCHE, A. (1965) - Action sur le mésentéron de Pieris brassicae L. de la toxine de l'inclusion parasporale de Bacillus thuringiensis Berliner. Entomophaga. 10 (4), pp. 349-365.

MASLENNIKOVA, V.A. (1970) - Hormonal regulation of diapause in Pieris brassicae L. Dokl. (Proc.) Ac. Sci. USSR. 192 (1-6), pp. 412-414.

MOREAU, R. (1969) - Observations sur les variations du taux de tréhalose au cours du développement direct et de la diapause chez Pieris brassicae. C. R. Acad. Sci. 268, pp. 1441-1445.

MOREAU, R. ; GOURDOUX, L. (1971) - Etude comparative du métabolisme respiratoire au cours de la seconde partie de l'ontogenèse, et plus particulièrement pendant l'emergence et l'expansion des ailes chez Pieris brassicae et Tenebrio molitor. C. R. Acad. Sc. 273, pp. 2302-2305.

MUSY, M. (1918) - Les chenilles du chou leurs ennemis et les moyens de les combattre. Bull. Soc. Fribourg. Sc. Nat. 24, pp. 120-122.

MUSY, M. (1921) - La piéride du chou, Pieris brassicae L. Bull. Soc. Fribourg.

NORDMAN, A. FR. (1954) - The geographical distribution in Europe of the large white, Pieris brassicae, and some remarks on their climatological courses. Notul. ent. 34, pp. 99-106.

OLTMER, A. (1968) - Die steuerung des Melaneinbaus in das Farbmuster der Kohlweisslings puppe Pieris brassicae L. Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org. 160 (4), pp. 401-427.

PAILLOT, A. ; NOEL, R. (1928) - Recherches histophysiologiques sur le tissu adipeux des larves d'Insectes. (Bombyx mori et Pieris brassicae). Bull. Hist. Appl. V. pp. 1-20.

PAILLOT, A. ; NOEL, R. (1928) - Recherches histophysiologiques sur divers tissus de Bombyx mori et de Pieris brassicae. Bull. Hist. App., V., p. 72.

PICTET, A. (1918) - Les migrations de la Piéride du chou en 1917 et leurs conséquences. Arch. Sc. Phys. natur. Genève. 45-46, pp. 356--366.

PICTET, A. (1918) - Observations biologiques sur Pieris brassicae en 1917. Bull. Soc. Lépidopt. Genève, mai 1918.

PICTET, A. (1922) - Recherches sur l'hibernation de Pieris brassicae à l'état de chenille. Bull. Soc. Lépidopt. Genève. novembre, 1922.

PLANTEVIN, G. ; NARDON, P. (1970) - Histologie et activité sécrétoire de l'intestin moyen des larves de Pieris brassicae et Galleria mellonella. Evolution au cours de la mue larvaire et de la nymphose chez Galleria mellonella. Ann. Zool. Ecol. anim. (INRA). 2 (1), pp. 6-24.

RAHMAN, M. (1969) - Fluctuation in oviposition by Pieris in nature. (Lepi., pieridae). J. Zool. I, pp. 129-133.

REHM, M. (1955) - Morphologische und histochemische Untersuchungen am neurosekretorischen Zellen von Schmetterlingen. Z. Zellforsch. 42, pp. 19-58.

RUSCOE, CN. E. (1972) - Growth disruption effects of an insect antifeedant. Nature New Biol. 236, pp. 159-160.

SANCHEZ (1920) - Sobre el desarrollo de los elementos nerviosos en la retina del Pieris brassicae .Trabajos del Lab. de Investig. Biol. de Madrid.

SCHNEIDER, H. (1923) - Die Haare und sonstigen chitingebilde der Kohlraupe Pieris brassicae. Zool. Anz. 56, pp. 155-160.

SCHOONHOVEN, L.M. (1969) - Amino acid receptor in cabbage butterfly larvae. Nature. 221, P. 1268.

SCHWARTZ, M. (1916) - Maden und Raupen am Kohl. Kaiserliche Biol. Anst. f. Land. und Forstwirt. Nr. 58.

SØMME, L. ; VELLE, W. (1968) - Polyol dehydrogenase in diapausing pupae of Pieris brassicae. J. Ins. Physiol. 14, pp. 135-143.

SRIHARI, T. (1970) - Etude quantitative de la consommation et de l'utilisation de la nourriture au cours de la croissance larvaire de Pieris brassicae L. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.), 6 (4), pp. 1003-1014.

SRIHARI, T. (1972) - Observations sur le poids et la taille au cours de la croissance et de la métamorphose de Pieris brassicae L. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 8 (2), pp. 999-1016.

SRIHARI, T. (1972) - Anatomie des systèmes musculaire et nerveux et leur évolution au cours du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae L. Bull. Soc. Zool. Fr. 97 (1), pp.

SRIHARI, T. (1972) - Effects of insect hormones on the growth and degeneration of muscles in Pieris brassicae L.(Lepidoptera: pieridae). (sous presse).

STROGALA, G.M. (1962) - Variation de la quantité d'eau et de la quantité des corps gras contenus dans l'organisme des papillons de la piéride de l'auberpine et de la piéride du chou au cours de leur développement individuel. (d'après les résultats de l'analyse biochimique). J. de Zool. de l'Acad. des Sci. de l'U.R.S.S. T. XLI, pp. 92-100.

VAN DER GEEST, L.P.S. (1968) - Effect of diets on the haemolymph proteins of Pieris brassicae. J. Ins. Physiol. 14, pp. 537-542.

VAN DER GEEST, L.P.S. ; BORGSTEEDE, F.H.M. (1969) - Protein changes in the haemolymph of Pieris brassicae during the last larval instars and the beginning of the pupal stage. J. Ins. Physiol. 15, pp. 1687-1693.

VUILLET, A. (1912) - La piéride du chou. La vie agr. P. 632.

VUILLAUME, M. ; SEUGE, J. ; BERGERARD, J. (1971) - Photopériode et pigment tégumentaire vert des chenilles de Pieris brassicae : conditionnement de la diapause. C. R. Acad. Sci. 273, pp. 1608-1610.

ZAHER, M.A. ; LONG, D.B. (1959) - Some effects of larval population density on the biology of Pieris brassicae L. and Plusia gamma L. Proc. R. ent. Soc. Lond. A. 34, pp. 97-109.

ZYLBERBERG, L. (1963) - Evolution d'une lignée de spermatozoides atypique dans la spermatogenèse de P. brassicae. Annl. des Sci. Nat. Zool. 12e Série, T.V., pp. 491-500.

ZYLBERBERG, L. (1965) - Modifications intramitochondriales dans les cellules des follicules testiculaires de Pieris brassicae. Annl. des Sci. Nat. Zool. 12e série T. VII, Fasc-1, pp. 209-212.

ZYLBERBERG, L. (1965) - Action de la T° sur la spermatogenèse de Pieris brassicae. C. R. Acad. Sci. Fr. 260, pp. 3765-3767.

ZYLBERBERG, L. (1965) - Variation de la teneur en glycogène après irradiation des cellules de la paroi du testicule chez Pieris brassicae. Colloque annuel. Marseille. (1, 2 et 3 mars 1965).

A D D E N D U M .

BILIOTTI, E., ; GRISON, P. ; MARTOURET, D. (1956) - L'utilisation d'une maladie à virus comme méthode de lutte biologique contre Pieris brassicae L.Entomophaga, I, pp. 35 - 44.

BREUGNON, M. M. (1972) - Etude de quelques caractères du développement post-embryonnaire de Pieris brassicae à trois conditions thermiques différentes. Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 8 (2), pp. 461 - 473.

BURGERJON, A. (1957) - L'utilisation des chenilles de Pieris brassicae L. comme " insect test " de laboratoire dans un service de contrôle de préparations pathogènes insecticides. Entomophaga, 2 (2), pp. 129 - 135.

BURGERJON, A. ; GRISON,P. (1959) - Sensibilité de différents lépidoptères à la souche Anduze de Bacillus thuringiensis Berliner . Entomophaga, 4 (3), pp. 207 - 209.

BURGERJON, A. (1965) - Le titrage biologique des cristaux de Bacillus thuringiensis Berliner par réduction de consommation au laboratoire de la Minière. Entomophaga, 10 (1), pp. 21 - 26.

BURGERJON, A. ; BIACHE, G. (1967) - Effets tératologiques chez les nymphes et les adultes d'insectes dont les larves ont ingéré des doses subléthales de toxine thermostable de Bacillus thuringiensis Berliner. C. R. Acad. Sci. Fr., 264, pp. 2423 - 2425.

BURGERJON, A. ; BIACHE, G. (1967) - Divers effets speciaux et symptômes tératologiques de la toxine thermostable de B. thuringiensis en fonction de l'âge physiologique des Insectes. Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 3 (4), pp. 929 - 952.

CHUN, M.W. (1972) - Dynamics of feeding responses in Pieris brassicae Linn as a function of chemosensory input: A behavioural, ultrastructural and electrophysiological study. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland, 72-11, pp. 1 - 162. (Veenman & Zonen, N.V., Wageningen).

DESCIMON, H. (1971) - Les ptérines des piéridae (Lepidoptera) et leur biosynthèse. I. Identification des principales ptérines de Colias croceus (Foureroy) et de quelques autres espèces de pieridae. Biochimie, 53 (3), pp. 407 - 418.

EASSA, Y.E.E. (1953) - The development of imaginal buds in the head of Pieris brassicae Linn. Trans. R. ent. Soc. Lond. 104, pp. 39 - 50.

FELTWELL, J.S.E. ; VALADON, L.R.G. (1972) - Carotenoids of Pieris brassicae and of its food plants. J. Insect physiol. 18, pp. 2203 - 2215.

LAFONT, R. (1970) - L'évolution des acides nucléiques dans les disques imaginaux alaires de Pieris brassicae (L) (Lepidoptera ; Pieridae) au cours du cinquième stade larvaire. C. R. Acad. Sc. 270, pp. 1599 - 1602.

LAFONT, R. (1972) - Les ptérines des pieridae (Lepidoptera) et leur biosynthèse. II. Synthèse et transport de l'Isoxanthoptérine au cours de la vie nymphale et adulte chez Pieris brassicae . Biochimie. 54 (1), pp. 73 - 81.

LAFONT, R. ; PAPILLON, J. (1972) - Les ptérines des pieridae (Lepidoptera) et leur biosynthèse. III. Etude de l'activité Xanthine-déshydrogénase (E.C.1.2.3.2.) au cours du développement. Biochimie. 54 (3) , pp. 365 - 370.

LECADET, M.M. ; MARTOURET, D. (1967) - Enzymatic hydrolysis of the crystals of Bacillus thuringiensis by the proteases of Pieris brassicae . II. Toxicity of the differennt fractions of the hydrolysate for larvae of Pieris brassicae. J. Invertebr. Pathol. 9 (3) , pp. 322 - 330.

MARTOURET, D. (1961) - Les toxines de Bacillus thuringiensis et leur processus d'action chez les larves de lépidoptères. 13e symposium de phytopharmacie et de phytiatrie Gand. 9 Mai, 1961. Mededel. Landbouwhog. Gent. 26 (3), pp. 1116 - 1126.

MARIANI, M. (1937) - Anatomia e Fisiologia degli organi genitali ♀ femminili delle Pieris Schrk. (Lepidoptera, Pieridae) Festschr. 60 Geburst. E. Strand, 3, pp. 434 - 450.

PAILLOT, A. ; NOEL, R. (1928) - Recherches histophysiologiques sur le tissus adipeux des larves d'insectes (Bombyx mori et Pieris brassicae) Bull. Hist. appli. 5 (1), pp. 1 - 20.

PAILLOT, A. NOEL, R. (1928) - Recherches histophysiologiques sur les glandes séricigènes et les pigments des larves d'insectes (Bombyx mori et Pieris brassicae)Bull. Hist. Appl. 5 (2), pp. 56 - 78.

PAILLOT, A. ; NOEL, R. (1928) - Recherches histophysiologiques sur les cellules péricardiales et les éléments du sang des larves d'insectes (Bombyx mori et Pieris brassicae)Bull. Hist. appl. 5 (3), pp. 105 - 128.

RUDIGER, W., ; KLOSE, W., VUILLAUME, M., ; BARBIER, M., (1969) - On the biosynthesis of Biliverdin- IX γ in Pieris brassicae . Specialia 25, pp. 487 - 488.